

Clermont-Ferrand

Jacques BAUDOIN

1967

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE
MORPHOLOGIQUE, BIOLOGIQUE ET ÉCOLOGIQUE
DES GRÉGARINES
D'INSECTES A LARVES AQUATIQUES



Extrait des "ANNALES DE LA STATION BIOLOGIQUE
DE BESSE-EN-CHANDESSE", 1967, 2, p. 13-160.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546606_0014

Jacques BAUDOIN

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE
MORPHOLOGIQUE, BIOLOGIQUE ET ÉCOLOGIQUE
DES GRÉGARINES
D'INSECTES A LARVES AQUATIQUES



Extrait des "ANNALES DE LA STATION BIOLOGIQUE
DE BESSE-EN-CHANDESSE", 1967, 2, p. 13 - 160.

UNIVERSITY OF LEIDEN

CONTRIBUTION A L'ETUDE

ANATOMIQUE ET PHYSIOLOGIQUE

DES GLANDES

D'INSECTES A L'ETAT ADULTE



THE UNIVERSITY OF LEIDEN
LIBRARY

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE, BIOLOGIQUE ET ÉCOLOGIQUE DES GRÉGARINES D'INSECTES A LARVES AQUATIQUES.

Par Jacques BAUDOIN.

SOMMAIRE.

I. Introduction	15
II. Description des cycles biologiques des espèces observées.	19
A) <u>Gregarinidae</u>	31
B) <u>Actinocephalidae</u>	100
C) Pseudomonocystidées coelomiques	102
III. Considérations générales.	139
A) Morphologie et biologie	141
B) Essai de systématique et de phylogénie	148
C) Ecologie	151
IV. Conclusions	154
<u>Appendice</u> : liste des modifications taxonomiques apportées dans ce travail et dans les notes préliminaires	
Bibliographie	

I - INTRODUCTION.

Les Insectes étudiés sont, pour la plupart, des Insectes aquatiques, au moins à l'état larvaire : Trichoptères, Odonates et Coléoptères Dytiscides. Cependant quelques problèmes taxonomiques ou biologiques nous ont amené à élargir notre étude à des Insectes purement terrestres, tels que Lépidoptères et Orthoptères. Cette extension nous a permis de disposer d'Insectes à biologie variée et de faire d'intéressantes confrontations entre leurs espèces de Grégarines respectives. Alors que les Odonates et les Dytiscides représentent des Insectes carnassiers, les Lépidoptères et les Orthoptères sont végétariens, tandis que les Trichoptères se partagent les deux types de régime. D'où la possibilité de comparer les Grégarines des Trichoptères carnassiers à celles des Odonates et des Dytiscides et, d'autre part, les Grégarines des Trichoptères végétariens à celles des Orthoptères et des Lépidoptères.

Par ailleurs, les Trichoptères constituent un matériel de recherche très abondant et très varié et des larves d'espèces différentes colonisent les milieux aquatiques les plus divers : fossés, étangs, lacs, rivières ou torrents. Ces milieux, tous représentés en Auvergne, nous ont permis de réaliser, sur ce groupe, une étude systématique parallèle des hôtes et des parasites, étude qui n'avait jamais été envisagée jusqu'à ce jour.

Si l'apport essentiel de ce travail concerne donc les Grégarines des Trichoptères, nous pensons qu'il n'était pas inutile de revenir aussi sur certains cycles, considérés comme connus, dans d'autres groupes, pour apporter des précisions complémentaires.

Nous ne pouvons pas faire l'historique de toutes ces espèces dont certaines figurent parmi les plus anciennement connues, telles que Gregarina ovata Dufour 1828 ou Hoplorhynchus oligacanthus (Siebold 1839).

En ce qui concerne les Grégarines des Trichoptères, certaines ont été signalées depuis longtemps : c'est le cas pour Asterophora heerii (Kölliker 1848) et Ancyrophora octacantha (Frantzius 1848), mais les travaux essentiels sont ceux de Schneider 1875 (Pileocephalus sinensis), de Léger 1892 (Asterophora mucronata, Asterophora elegans, Discorhynchus truncatus, Ancyrophora uncinata) et de Zwetkow (1), qui s'attache plus spécialement aux Gregarinidae des Trichoptères. Enfin ont été décrites plus récemment Asterophora hydropsyches (Hoside 1953) et Pileocephalus glyphotaelii Stein 1960 (1).

(1) Nous exprimons toute notre reconnaissance à Monsieur R. Ormières, de Montpellier, pour l'abondante documentation, dont il nous a fait profiter à plusieurs reprises.

Ces différentes espèces, dont nous avons rectifié la position générique, étaient quelquefois très sommairement décrites. Il en était ainsi, par exemple, d'Ancyrophora octacantha (Frantzius), forme incertaine selon son auteur même et jamais revue depuis. Les nombreuses espèces de Gregarina nommées par Zwetkow n'étaient définies que par la morphologie des associations. Enfin, lorsque des spores avaient été vues, le dessin en était très approché et bien souvent les dimensions ou l'échelle n'étaient pas données. La comparaison de photographies ramenées au même grandissement nous a paru d'un grand intérêt pour aider aussi bien à la description des spores qu'à celle des épimérites. Les observations ont été réalisées selon les techniques usuelles : in vivo en contraste de phase, sur frottis après fixation aux vapeurs d'acide osmique et essentiellement coloration à la safranine, sur coupes avec coloration à l'hématoxyline.

Aux insuffisances concernant les cycles des Grégarines, s'ajoutaient des imprécisions sur la nature des hôtes. C'est ainsi que Schneider (1885), écrivait, à propos de Pileocephalus sinensis : "Quiconque a ouvert un tube digestif de Phrygane, de Portefaix, comme disent les gamins, a presque sûrement vu la Grégarine à tête en bonnet chinois ...". L'étude approfondie que nous avons essayé de faire des Trichoptères montrera à quel point cette assertion est loin d'être juste. Mais il faut se rendre compte qu'à cette époque il n'était pas possible d'entreprendre un dépouillement systématique de ce groupe en raison d'une connaissance trop sommaire des hôtes. De ce fait, des localisations vagues ou erronées des parasites ne permettaient pas de se faire une idée de l'écologie des Grégarines. Leur répartition apparaissait très variable selon les auteurs et semblait n'obéir à aucune loi.

De nos jours, la classification des Trichoptères a fait de grands progrès, mais la connaissance des larves est encore loin d'être toujours satisfaisante. Nous avons donc eu d'importantes difficultés à résoudre sur ce point. Nous tenons à remercier ici Monsieur H. Décamps, de Toulouse, qui nous a si aimablement aidé dans nos déterminations.

Liste des Insectes étudiés et de leurs Grégarines (1).

A) Odonates.

Aeschna grandis L. : Geniorhynchus aeschnae Crawley.

Lestes sponsa H. : Hoplorhynchus oligacanthus (Siebold).

B) Orthoptéroïdes.

Gryllides Gryllus campestris L.) Gregarina oviceps Diesing

Nemobius sylvestris F.)⁺ Leidyana gryllorum (Cuénot).

Blattides Ectobius lapponicus L. : Gamocystis tenax Schneider.

Forficules Forficula auricula- : Gregarina ovata Dufour.
ria L.

C) Coléoptères Dytiscides.

Agabus bipustulatus L. : Bothriopsides histrio (Schneider).

Colymbetes fuscus L. : B. histrio + Legeria agilis (Schneider).

Rantus suturellus Harr.: L. agilis.

Dytiscus marginalis L. : B. histrio + L. agilis + Spinispora dytisci n.
sp.

Graphoderus cinereus L. : B. histrio + B. graphoderi Baudoin.

Acilius sulcatus L. : B. histrio + B. acilii Baudoin.

D) Lépidoptères.

Ephestia kuehniella Z. : Leidyana tinei Keilin.

E) Trichoptères.

1. Rhyacophilidae.

Rhyacophila septentrionis Mc Lach. : Asterophora mucronata Léger.

Rhyacophila praemorsa Mc Lach. } : Asterophora capitata n. sp.

Rhyacophila obliterata Mc Lach. }

Rhyacophila evoluta Mc Lach. : A. pachydera n. sp.

(1) Dans cette liste, il n'a pas été tenu compte du parasitisme accidentel.

2. Psychomyidae.

Tinodes waeneri L. : Gregarina pusilla n. sp.

3. Polycentropidae.

Plectrocnemia conspersa Curt. : Discorhynchus truncatus (Léger).

4. Hydropsychidae.

Hydropsyche sp. : Globulocephalus hydropsyches Baudoin.

5. Phryganeidae.

Phryganea striata L. : Ancyrophora octacantha (Frantzius)
+ Asterophora heerii (Kölliker)
+ Faucispora phryganeae (Berg von Emme).

Agrypnia pagetana Curt. : Bothriopsides agrypniae n. sp.
+ Pilidiophora fragilis n. sp.
+ F. phryganeae.

A. obsoleta Mc Lach. : Asterophora heerii (Kölliker)
+ Bothriopsides agrypniae n. sp.
+ F. phryganeae.

Trichostegia minor Curt. : Ancyrophora puytoraci n. sp.
+ Asterophora tiaroides n. sp.

6. Leptoceridae.

Athripsodes aterrimus Steph. : Asterophora heerii (Kölliker).

A. cinereus Curt. : Gemmicephalus mutabilis n. sp.

Mystacides longicornis L. }
Triaenodes bicolor Curt. } : Asterophora cordiformis.
Oecetis furva Ramb. } n. sp.

7. Brachycentridae.

Oligoplectrum maculatum Fourcr. : Asterophora cupressiformis n. sp.

8. Sericostomatidae.

Sericostoma personatum Spence } : Gregarina sericostomae A. M. Bau-
Notidobia ciliaris L. } doin.

9. Limnophilidae.

Glyphotaelius pellucidus Retz. } Pileocephalus glyphotaelii
Grammotaulius atomarius F. } G. A. Stein
Limnophilus incisus Curt. } + Gregarina limnophili Zwetkow.

L. stigma Curt. } P. glyphotaelii + G. limnophili
L. flavicornis L. } + Leidyana limnophili n. sp.

Anabolia nervosa Curt. : P. sinensis Schneider +
G. limnophili.

Chaetopteryx villosa F. : P. sinensis + G. fontinalis Zwetkow.

Drusus rectus Mc Lach. : Pileocephalus sp. + G. fontinalis.

D. discolor Ramb. : P. lanceatus n. sp.

Potamophylax nigricornis Pictet : P. scyphoides n. sp. + G. fontinalis
+ Pomania hovassei n. sp.

II - DESCRIPTION DES CYCLES BIOLOGIQUES DES ESPÈCES
OBSERVÉES.

A) Gregarinidae.

1 - Genre Gregarina Dufour 1828.

a) Chez les Trichoptères.

Gregarina fontinalis Zwetkow 1929.

Cette espèce, signalée par Zwetkow chez des larves (1) de Chaetopteryx, a été retrouvée chez 3 hôtes distincts :

Chaetopteryx villosa (29/50) (2).

Drusus rectus (11/32).

Potamophylax nigricornis (24/89).

Le céphalin, qui peut atteindre 50 μ de long, possède un épimérite globuleux de 4 à 7 μ de diamètre (Pl. I, 1). L'espèce s'oppose en cela à

(1) Notre étude des Trichoptères portant généralement sur les larves et exceptionnellement sur les imagos, nous éviterons par la suite de répéter le terme de larve.

(2) Le rapport donné entre parenthèses, à la suite du nom des hôtes, indique la fréquence du parasite.

G. limnophili, dont l'épimérite a la forme d'un rostre (Pl. I, 4), et se rapproche de G. sericostomae. On peut noter que le septum apparaît déjà chez des céphalins de 18 μ environ. Au contraire, chez certaines Actinocephalidae, comme Discorhynchus truncatus, il n'est pas encore formé alors que la longueur atteint 50 μ , ce qui est concevable vu la différence des tailles définitives des 2 sortes de cellules.

Les sporadins, mesurant de 50 à 100 μ , sont caractérisés par un protomérite très petit ne dépassant pas le 1/6 de la longueur totale et pouvant se modeler en ventouse (Pl. I, 2). Par le rapport du protomérite à la longueur totale, cette espèce rappelle G. sericostomae, mais la taille est deux fois plus petite.

Les associations fronto-caudales comprennent 2 ou 3 individus et leur longueur varie de 100 à 200 μ . Les protomérites montrent un granule chromatique constant rappelant en particulier ceux qui ont été décrits par Léger (1906) chez G. socialis (Pl. I, 3). Sur cette même photo, le sporadin montre, à côté de ce granule, le véritable noyau qui est resté inclus dans le protomérite, ce qui n'est pas rare chez les Actinocephalidae, comme Pileocephalus sinensis par exemple, mais qui l'est beaucoup plus chez les Gregarinidae.

Le diamètre moyen des kystes (mesuré sur une trentaine de kystes dans chaque cas) varie avec la taille des hôtes : 74 μ chez Drusus rectus, 77 μ chez Chaetopteryx villosa, qui sont de dimensions comparables, 94 μ chez Potamophylax nigricornis dont la larve est plus grosse. La déhiscence s'effectue au bout de 2 à 3 jours par un seul sporoducte long et effilé, et les spores doliformes mesurent 8 μ x 4 μ .

Gregarina limnophili Zwetkow 1929.

Pour la description de cette espèce, nous renvoyons à la publication d'A. M. Baudoin 1966. Nous l'avons rencontrée chez les larves de Limnophilus flavicornis (104/110), L. stigma (48/83), L. bipunctatus (22/30), Glyptotaelius pellucidus (8/30), Anabolia nervosa (38/67).

Elle paraît inféodée à la tribu des Limnophilini.

Ajoutons que les associations sont très souvent fixées à l'épithélium intestinal grâce à l'épimérite du primate.

Gregarina sericostomae A. M. Baudoin 1966.

Cette espèce, récemment décrite chez Sericostoma personatum, est également présente chez Notidobia ciliaris, ce qui étend sa spécificité à la famille des Sericostomatidae.

Gregarina pusilla n. sp.

Les larves de Tinodes waeneri récoltées au lac Servièrè nous ont montré une espèce de Gregarina dont nous n'avons pu étudier le cycle complet, mais qui se distingue des précédentes par sa taille très petite.

La longueur des sporadins ne dépasse pas 45 μ et celle des associations varie de 58 à 86 μ (Pl. I. 5). Quant au rapport du protomérite à la longueur totale, il oscille entre 1/4 et 1/6.

C'est la première fois qu'une Grégarine est signalée dans la famille des Psychomyidae.

Nous résumons, en un tableau comparatif, quelques caractères des 4 espèces de Gregarina identifiées chez les Trichoptères : (P et L représentent respectivement la longueur du protomérite et la longueur totale).

	L max. sporadins	P/L	Kystes (diamètre)	Spores	Répartition
G. limno- philini	200 μ	$\frac{1}{3}$ à $\frac{1}{6}$	105 à 114 μ	7ux3, 2 μ	Limnophilini
G. fonti- nalis	100 μ	$\frac{1}{6}$ à $\frac{1}{10}$	74 à 94 μ	8 μ x 4 μ	Limnophilidae rhéophiles
G. seri- costomae	300 μ	$\frac{1}{6}$ à $\frac{1}{13}$	117 μ	7 μ x3, 7 μ	Sericostoma- tidae
G. pusilla	45 μ	$\frac{1}{4}$ à $\frac{1}{6}$			Psychomyi- dae

b) Chez les Orthoptéroïdes.

Gregarina oviceps Diesing 1859.

Nous avons déjà eu l'occasion de discuter de cette espèce dans une publication antérieure (1966). Nous l'avons observée chez Gryllus campestris et Nemobius sylvestris, chez lesquels elle peut coexister avec Leidyana gryllorum. Sa répartition géographique paraît très vaste, puisqu'elle a été vue en Amérique (Crawley 1903-1907 - Ellis 1913 - Watson 1915), en Asie (Bhatia et Setna 1924) et en Afrique (Théodoridès, Ormières et Jolivet 1958).

PLANCHE I.

1 à 3 : Gregarina fontinalis.

1 : céphalin (x 750).

2 : sporadin (x 500).

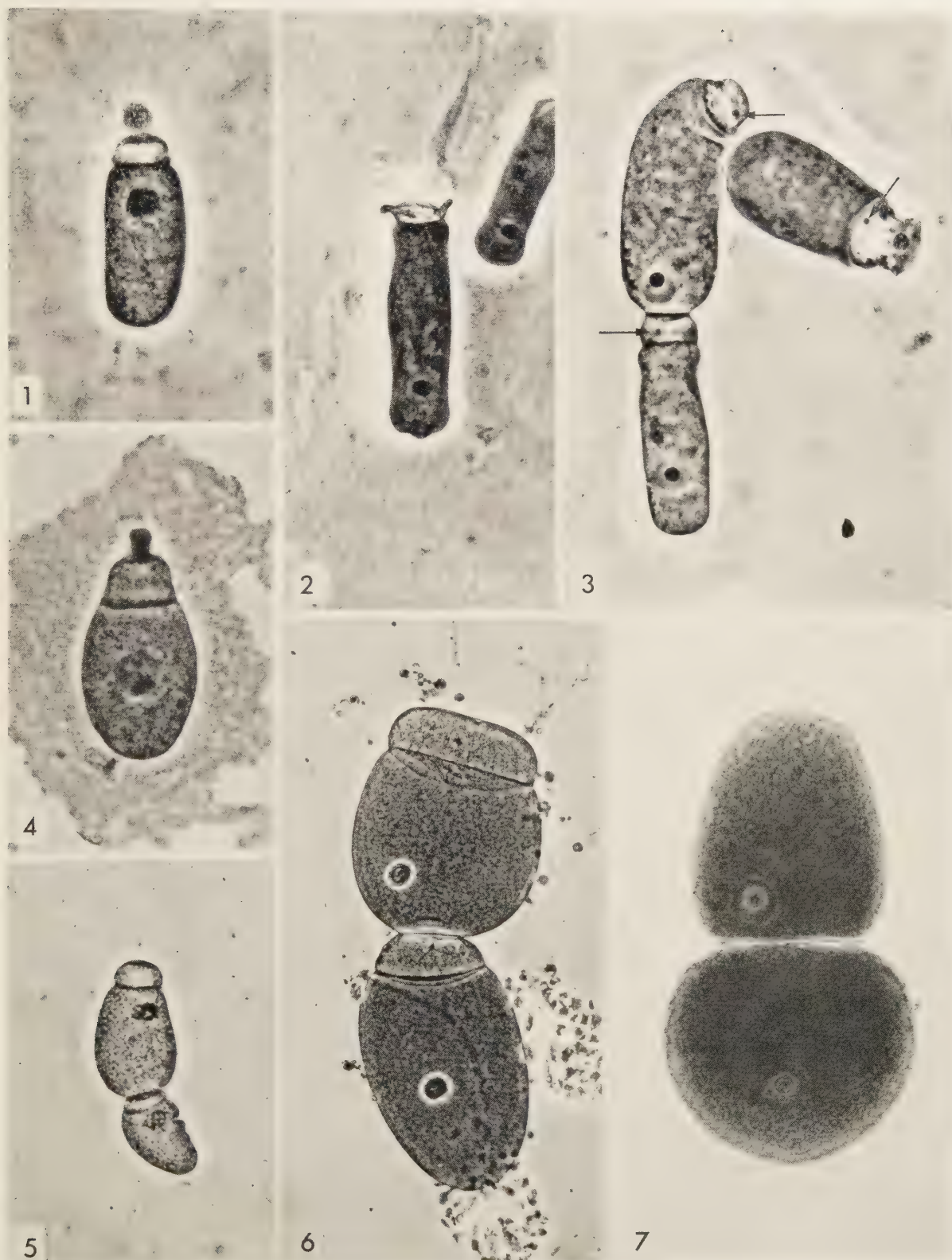
3 : association (x 500).

4 : G. limnophili, céphalin (x 750).

5 : G. pusilla association (x 500).

6 : G. oviceps association (x 140).

7 : Gamocystis tenax association (x 170).



Nous pensons que G. oviceps, dont l'appellation est consacrée par l'usage depuis Watson (1916), doit être considérée comme synonyme de G. galliveri Watson. En effet, cet auteur (1915) sépare G. galliveri de G. a-chetae-abbreviatae (= G. oviceps) par le rapport du protomérite à la longueur totale, égal, d'après lui, à $1/5$ dans le premier cas et à $1/3$ dans le second.

Mais, dans le premier dessin qui est donné de notre espèce (Crawley 1903), ce rapport est de $1/4$ et celui que nous observons oscille entre $1/3,6$ et $1/5,6$.

Les 2 formes distinguées par Watson ne représentent donc que les variations d'une même espèce, dont le caractère le plus remarquable nous paraît être la forme du protomérite du primite. Celui-ci est en effet très large (Pl. I, 6) et il permet à l'association de se fixer à l'épithélium intestinal, ce qui ne semble pas avoir été remarqué (Pl. II, 1). Nous pouvons rapprocher ce type de fixation protoméritique de la ventouse que nous avons observée chez G. fontinalis et de celle qui a été décrite chez G. ormierei Théodoridès, par Théodoridès, Desportes et Jolivet (1964). Il n'exclut pas l'existence d'un épimérite, figuré par Watson (1916) sous le nom de G. galliveri, et mentionné par Bhatia et Setna (1924).

Théodoridès, Ormières et Jolivet (1958) décrivent, chez un Grillon cavernicole d'Afrique, une évolution particulière de cette espèce : les associations grandissent d'abord en longueur, puis en largeur. Or, les différentes associations que nous avons observées, dont la taille variait de 260 à 520 μ , avaient toutes la même allure globuleuse. On ne peut donc pas généraliser la remarque de ces auteurs et en faire un caractère de l'espèce, ainsi que le voudrait Corbel (1964 a-b). C'est pourquoi, compte-tenu des variations de taille selon les hôtes, G. davini Léger et Duboscq 1899 paraît s'identifier remarquablement à G. oviceps.

Gregarina ovata Dufour 1828.

Cette Grégarine classique, parasite de Forficula auricularia, nous a paru intéressante à considérer par la taille exceptionnelle de ses spores qui l'oppose aux espèces précédentes : elles mesurent 16 μ x 11 μ (Pl. XXV, 4), alors que cette taille se situe entre 4,5 μ et 8 μ chez les autres espèces. Ces spores montrent, par transparence, un découpage géométrique, déjà observé par Schneider (1885 b) et correspondant à la formation des sporozoïtes.

Ainsi que le remarquent Tuzet et Ormières (1956) et contrairement à Schneider (1873), nous n'avons vu qu'un seul type de spores.

PLANCHE II.

1 - 2 : Gregarina oviceps (x 320).

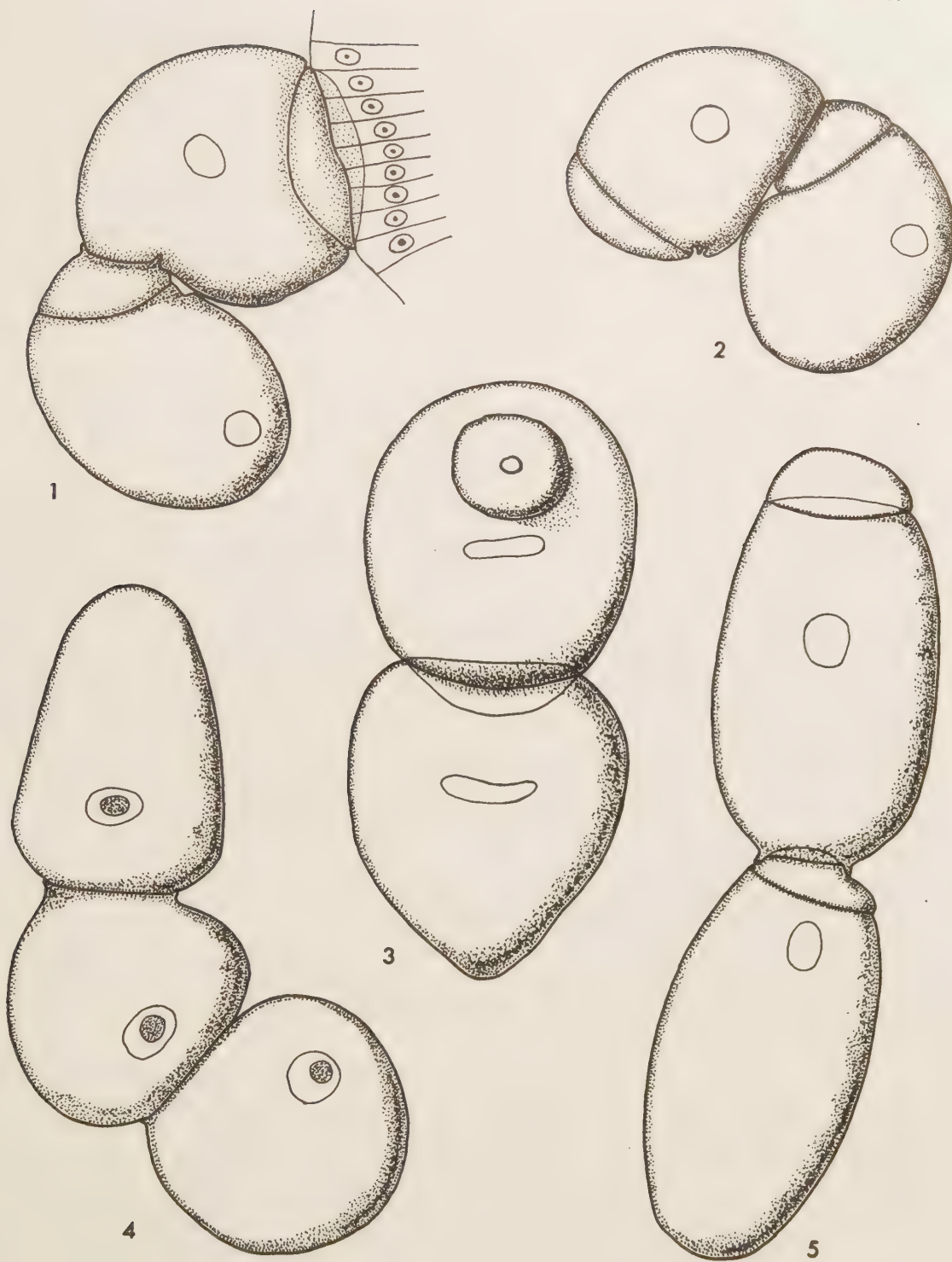
1 : association.

2 : début de syzygie.

3 : Leidyana gryllorum : syzygie (x 200).

4 : Gamocystis tenax : association de 3 individus (x 200).

5 : Gregarina ovata : association (x 200).



Les kystes sont très gros (370 μ en moyenne) et la déhiscence s'effectue par des sporoductes courts (80 μ) qui traversent une gangue dont la couche striée est particulièrement épaisse.

Enfin une particularité des associations mérite d'être soulignée. Tandis que chez un certain nombre d'espèces de Gregarina, comme par ex., G. cavallierina (Théodoridès 1960), G. polyaulia Wellmer 1911 ou G. craspedonoti Obata 1953, le deutomérite du primate vient s'emboîter dans une ventouse formée par le protomérite du satellite, c'est exactement la disposition inverse que l'on observe chez G. ovata : la ventouse se constitue aux dépens du primate dont la partie postérieure vient coiffer le protomérite du satellite (Pl. II, 5).

2 - Genre Gamocystis Schneider 1875.

Gamocystis tenax Schneider 1875.

On sait, depuis Schneider 1875, que la Blatte des bois (Ectobius lapponicus) héberge une curieuse Grégarine monocystidée, caractérisée par son association précoce, et nommée par cet auteur Gamocystis tenax.

Néanmoins le seul dessin, qui a été donné de l'association, montre deux individus à peu près symétriques et dont les extrémités opposées sont coniques, ce qui évoque une association frontale que confirme l'auteur en disant que les individus sont "unis en apposition, c'est-à-dire par les extrémités antérieures" (1875-82). En 1882, pourtant, Schneider met en doute cette affirmation en étudiant une Grégarine des Ephémères. Mais celle-ci étant actuellement placée dans un genre distinct, le genre Enterocystis, il restait à vérifier si l'association était ou non du même type dans les deux genres Gamocystis et Enterocystis.

Sur 30 Blattes examinées, provenant de la forêt de la Comté (à l'E. de Vic-le-Comte), 13 étaient parasitées.

Nous avons observé quelques sporadins de 170 à 370 μ et des associations de 330 à 520 μ . Une association de 3 individus mesurait jusqu'à 570 μ . Pas plus que Schneider nous n'avons pu trouver de stade fixé, ni de trace d'épimérite.

Les sporadins sont plus ou moins piriformes ou ovoïdes avec une nette striation transversale au-dessous de la striation longitudinale de l'épicyte.

Les individus en association montrent généralement un dimorphisme très marqué : l'un d'eux, piriforme comme les sporadins, représenterait le primate; l'autre, plus trapu, tend à prendre une forme sphérique : il correspondrait au satellite (Pl. I, 7). L'habitus de l'association rappelle ainsi celui de Gregarina ovosatellitidis Obata 1953 ou celui d'Enterocystis grassei Desportes 1963 a. Dans le cas de 3 individus en association, le

primitive est piriforme et les satellites sont sphériques (Pl. II, 4). On a donc le type d'association des Gregarinidae, ce qui est en concordance avec la déhiscence des kystes et la forme des spores.

Nous avons récolté 12 kystes, plus ou moins sphériques ou ovalaires, d'un diamètre moyen égal à 263 μ . La déhiscence s'effectue au bout de 2 ou 3 jours par 5 ou 6 sporoductes courts, mesurant 85 μ , et qui ne traversent que la couche striée de la gangue, de sorte que les spores forment, au débouché des sporoductes, des amas qui sont retenus par la couche gélatineuse de la gangue (Pl. XXIV, 4 et 5).

Les spores cylindriques (Pl. XXV, 5) mesurent 10 μ x 3.5 μ , ce qui correspond aux dimensions données par Wellmer.

Discussion. Depuis que les Grégarines des Ephémères ont été placées dans le genre Enterocystis, cette espèce demeure la seule du genre Gamocystis, car il n'est pas certain que les 2 espèces, nommées par Cordua (1953) et trouvées chez des Scarabéides du genre Aphodius, appartiennent à ce genre. Il s'agit plutôt de syzygies du genre Didymophyes.

Par contre, la Grégarine décrite chez un Termite, par Henry (1933), sous le nom de Kofoïdina ovata, pourrait bien être un Gamocystis.

Les figures de Henry rappellent tout à fait le Gamocystis tenax et les hôtes ne sont pas tellement éloignés. Les stades intracellulaires ne suffisent pas à individualiser cette espèce. Il en existe chez Enterocystis et il doit en exister aussi chez Gamocystis puisqu'il ne semble pas y avoir d'épimérite.

3 - Genre Leidyana Watson 1915.

Leidyana gryllorum (Cuénot) 1901.

Pour cette espèce, nous renvoyons à notre publication de 1966.

Leidyana tinei Keilin 1918.

Cette espèce a été revue dans la même publication que la précédente.

Leidyana limnophili Baudoin 1966.

Nous décrivons cette espèce dans la même publication que les deux antérieures. Elle a été découverte chez des larves de Limnophilus stigma provenant de l'Estivadou. Il est intéressant de préciser que nous l'avons retrouvée chez Limnophilus flavicornis provenant du marais du Puy-de-Côme et chez Limnophilus lunatus du lac Servièrre.

La fréquence du parasite est assez variable, ainsi que le montre le tableau suivant, dans lequel figurent également les 2 autres genres de Grégarines qui peuvent infester simultanément les mêmes hôtes :

	Leidyana	Gregarina	Pileocephalus
Limnophilus stigma Estivadou 80/83	64	48	6
Limnophilus flavicornis Puy-de-Côme 23/25	7	21	9

Nous rappelons, sous forme d'un tableau, les caractères distinctifs des 3 espèces de Leidyana observées :

	Epimérites	L max. sporadins	P/L	Kystes (diamètre)	Spores	Hôtes
L. gryllorum	24 μ	400 μ	$\frac{1}{5}$ à $\frac{1}{6}$	203 μ	doliformes 7 μ x4,5 μ	Gryllus campestris Nemobius sylvestris
L. tinei	15 μ	420 μ	$\frac{1}{7}$ à $\frac{1}{8}$	147 μ	doliformes 6 μ x4 μ	Ephestia kuehniella (larves)
L. limnophili	8 μ	600 μ	$\frac{1}{4}$ à $\frac{1}{7}$	207 μ	ellipsoïdes 6 μ x4 μ	Limnophilus stigma L. flavicornis L. lunatus (larves)

En dehors des Trichoptères, le genre Leidyana paraît être largement répandu chez les Lépidoptères et les Orthoptères Gryllides. ainsi que le montrent quelques publications récentes (Hoside 1958, Théodoridès et Echard 1962, Geus 1966, et Ormières, sous presse).

B) Actinocephalidae.

1. Genre Pileocephalus Schneider 1875.

Pileocephalus sinensis Schneider 1875.

Dans notre publication de 1965, nous avons signalé la présence de cette espèce chez Anabolia nervosa. Nous avons pu l'identifier encore chez Chaetopteryx villosa. De plus elle a été vue chez Mesophylax aspersus par Théodoridès et Ormières (1958).

Au sujet de la répartition géographique de l'espèce, nous avons constaté qu'elle est très inégale. Seules les larves d'Anabolia nervosa, récoltées dans la Durolle à Pont-de-Dore, montraient ce parasite en abondance (38/42). Au contraire, sa présence est exceptionnelle dans les stations lacustres (Chambon - Bourdouze).

Pileocephalus glyphotaelii Stein 1960.

En 1965, étudiant des larves de Limnophilus flavicornis, nous avons reconnu l'existence d'une espèce de Pileocephalus, distincte de P. sinensis. et que nous avons nommée P. hovassei.

Par ailleurs, Stein (1960) avait décrit, chez Nemotaulius (= Glyphotaelius) punctatolineatus, une espèce nouvelle. P. glyphotaelii.

Mais une diagnose insuffisante de cette espèce et des hôtes différents ne nous permettaient pas de supposer qu'il existait un rapport entre l'espèce de Stein et celle que nous avons créée.

Après avoir examiné plusieurs espèces paludicoles de Limnophilidae et notamment Limnophilus (= Colpotaulius) incisus, Glyphotaelius pellucidus et Grammotaulius atomarius, il nous est apparu que les deux noms P. glyphotaelii et P. hovassei devaient être mis en synonymie.

L'épimérite, très labile, déconcerte par ses variations (Pl. III, 5 à 7). Il se présente en effet, tantôt sous forme d'un cône surbaissé que nous avons décrit, tantôt, au contraire, sous forme d'un cône aigu ou bien sous une forme intermédiaire avec une partie basale large, surmontée d'une petite pointe (Pl. IV, 2).

Ce dernier aspect n'est pas sans évoquer un épimérite d'Asterophora, ce qui explique peut-être le signalement d'A. elegans par Foerster chez 4 espèces de Limnophilus.

Les sporadins ont une forme très globuleuse avec un protomérite égal au $1/3$ de la longueur totale (Pl. III, 8). Ceux de P. sinensis s'en distinguent généralement par une forme allongée et un rapport du protomérite à la longueur totale de l'ordre de $1/4$ (Pl. III, 3).

Enfin, la spore de P. glyphotaelii (Pl. XXVI, 2) est plus ventrue que celle de P. sinensis (Pl. XXVI, 1). La syzygie est nettement de type latéral, les protomérites étant juxtaposés, tandis que les deutomérites sont fortement engrenés (Pl. XXIII, 6).

Pileocephalus lanceatus n. sp.

Les larves torrenticoles de Drusus discolor, récoltées à Super-Besse, à Chaudesfour et dans le ravin du Bouay à Besse, hébergent, fréquemment (57/64) et de façon exclusive, une espèce bien distincte des précédentes.

Les céphalins, mesurant jusqu'à $200\ \mu$ (Pl. IV, 1), présentent un épimérite en forme de pileus pointu de 30 à $36\ \mu$ de haut pour $15\ \mu$ de large à la base, c'est-à-dire nettement plus long et plus élancé que celui de P. sinensis (Pl. III, 9-10 et XIX, 7).

Les sporadins, de 200 à $400\ \mu$, montrent généralement un protomérite globuleux, dont la longueur est égale au $1/3$ de la longueur totale, et un deutomérite conique dont la pointe se rétrécit même souvent en un petit mucron (Pl. III, 11). A la différence des espèces précédentes, le noyau est ovalaire.

Nous avons récolté 23 kystes d'un diamètre moyen de $183\ \mu$. Les spores mesurent $11\ \mu \times 5,5\ \mu$ (Pl. XXVI, 3).

Pileocephalus scyphoides n. sp.

C'est encore au genre Pileocephalus que doit être rapportée cette espèce, trouvée chez des larves de Potamophylax nigricornis Pictet. Celles-ci proviennent des mêmes localités que Drusus discolor mais elles se cantonnent dans les fossés remplis de feuilles mortes, aux eaux plus calmes. Un grand nombre d'entre elles sont parasitées par cette espèce (60/89), qui peut coexister avec G. fontinalis et une Grégarine d'un troisième genre décrit plus loin.

Les céphalins, qui peuvent atteindre $300\ \mu$ (Pl. IV, 3), sont caractérisés par un épimérite en forme de pileus de 30 à $50\ \mu$ de haut, renflé à la base en un disque de 20 à $40\ \mu$ de diamètre (Pl. III, 12-13 et XIX, 8). Ce disque, relevé sur les bords à la façon d'une coupe - d'où le nom proposé pour l'espèce - prend parfois une grande importance, au détriment du pileus, et évoque alors un épimérite d'Asterophora. La convergence avec ce genre est telle qu'il peut même se constituer un col très court.

Les sporadins ont la même allure globuleuse que les céphalins (Pl. III, 14) et le noyau est ovalaire comme chez P. lanceatus.

Nous avons récolté 72 kystes d'un diamètre moyen de 202 μ . Les spores mesurent 10 μ x 6 μ (Pl. XXVI, 4).

Nous avons reporté, sur un tableau comparatif. les principaux caractères des 4 espèces de Pileocephalus qu'il nous a été possible d'identifier.

	Epimérites	$\frac{P}{L}$	Noyau	Kystes (diamètre)	Spores	Répartition
P. sinensis	25 à 30 μ x 20 μ	$\frac{1}{4}$	sphérique	170 μ	12 μ x 7,5 μ	Anabolia nervosa Chaetopteryx villosa
P. glypho- taelii	15 à 30 μ x 10 à 20 μ	$\frac{1}{3}$	sphérique	120 μ	12 μ x 8,5 μ	Limnophilidae paludicoles
P. lanceatus	30 à 36 μ x 15 μ	$\frac{1}{3}$	ovalaire	180 μ	11 μ x 5,5 μ	Drusus discolor
P. scyphoides	30 à 50 μ x 30 μ	$\frac{1}{3}$	ovalaire	200 μ	10 μ x 6 μ	Potamophylax nigricornis

PLANCHE III.

1 à 3 : Pileocephalus sinensis.

1 : épimérite (x 800).

2 : jeune céphalin (x 800).

3 : sporadin (x 400).

4 à 8 : P. glyphotaelii.

4 : jeune céphalin (x 800).

5-6-7 : épimérites (x 800).

8 : sporadin (x 400).

9 à 11: P. lanceatus.

9 : jeune céphalin (x 800).

10 : épimérite (x 800).

11 : sporadin (x 320).

12 à 14 : P. scyphoides.

12-13 : épimérites (x 800).

14 : sporadin (x 240).

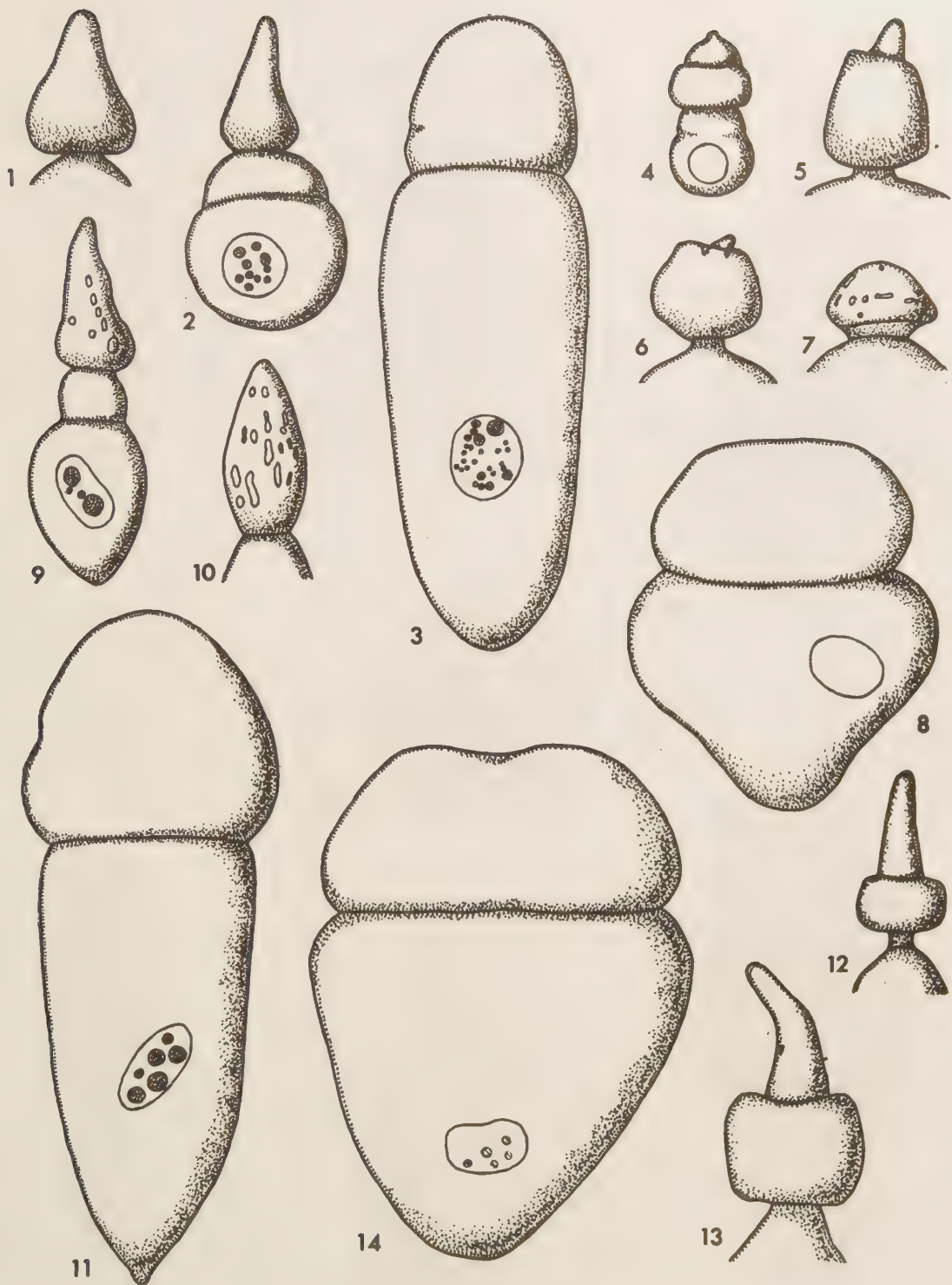
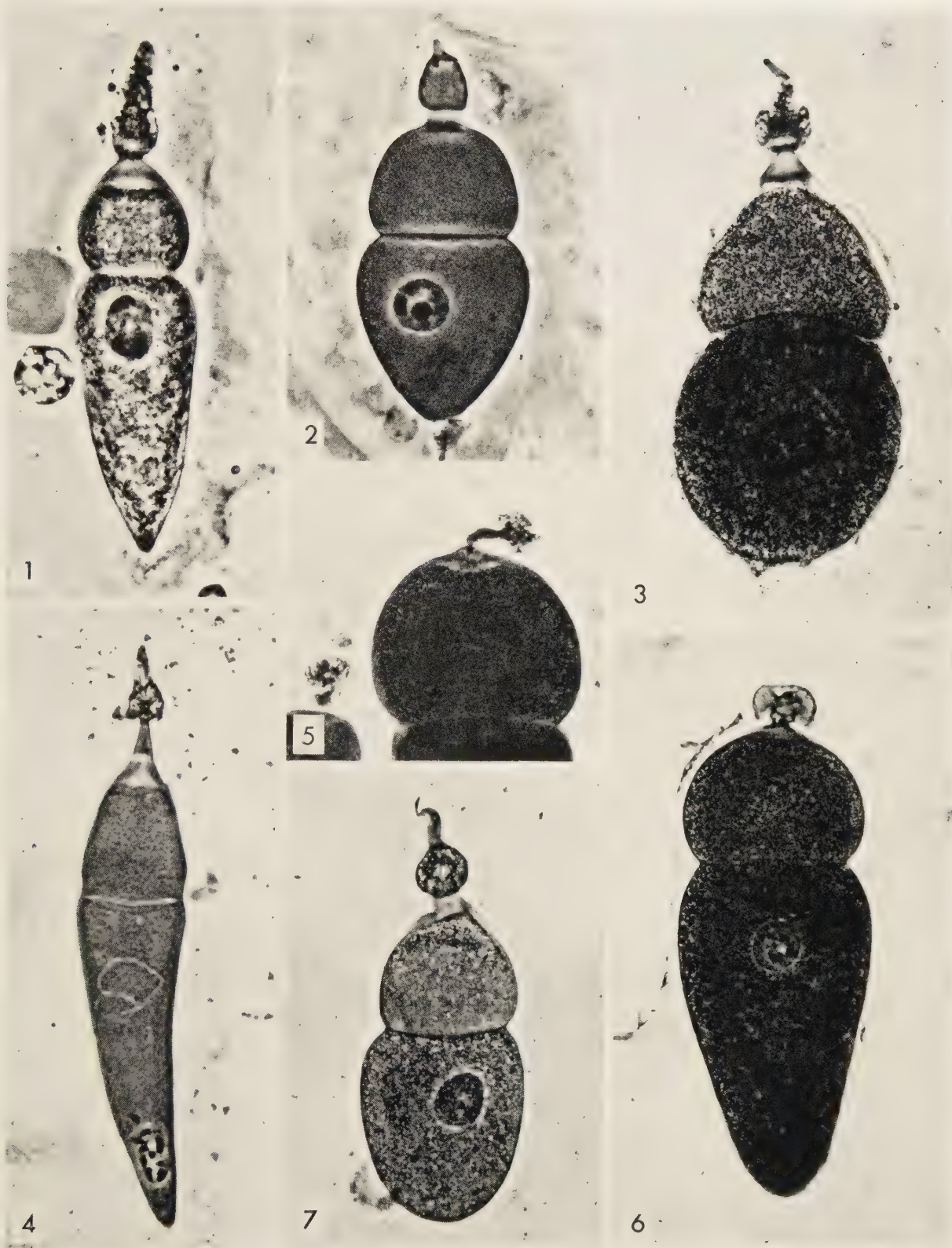


PLANCHE IV.

Différents céphalins de Pileocephalus et d'Asterophora.

- 1 : P. lanceatus (x 550).
- 2 : P. glyphotaelii (x 430).
- 3 : P. scyphoides (x 350).
- 4-5 : A. heerii (x 300).
- 6 : A. caliciformis (x 270).
- 7 : A. cordiformis (x 370).



Ces espèces ne sont sans doute pas les seules qui existent, car nous avons trouvé des spores de Pileocephalus différentes chez d'autres Limnophilidae rhéophiles, où il semble exister une plus grande variété d'espèces et que nous étudierons ultérieurement.

D'autre part, deux autres espèces, parasites de Trichoptères, ont été attribuées au genre Pileocephalus : P. heerii (Kölliker 1848) chez des Phryganeidae, P. hydropsyches Hoside 1953 chez des Hydropsychidae. Nous montrerons plus loin que ces espèces doivent être rapportées en réalité au genre Asterophora.

Discussion au sujet du genre Pileocephalus.

En dehors des Trichoptères, 5 espèces ont encore été placées dans ce genre :

1. P. bergi Frenzel 1892 chez des Coléoptères Cleridae. Mais Wellmer (1911) a vu des associations, indiquant qu'il s'agit de Gregarina bergi.
2. P. blaberae Frenzel 1892 chez des Orthoptères Blattides. Mais Tuzet. Ormières et Bergoin (1965) ont montré que cette espèce appartient également au genre Gregarina.
3. P. striatus Léger et Duboscq 1909.

Nous discuterons de cette espèce à propos du genre Gemmicephalus.

4. P. tachycines Semans 1939 chez des Orthoptères. Cette espèce, sommairement décrite, ne peut être prise en considération. Il s'agit probablement d'une espèce du genre Gregarina.
5. P. nemurae (Foerster 1938) chez des Plécoptères.

Cette espèce a été classée par Stein (1960) dans le genre Pileocephalus. D'après les dessins de cet auteur, il semble même s'agir de P. sinensis, ainsi que le note, d'ailleurs, I. Desportes (1963 a).

En conséquence, mis à part le cas des Plécoptères, pour lequel un parasitisme accidentel, lié à une biologie identique, peut être envisagé, nous considérerons le genre Pileocephalus comme spécifique des Trichoptères et, de façon plus précise, nous pouvons déjà remarquer que ses différentes espèces se répartissent chez les Limnophilidae.

2. Genre *Asterophora* Léger 1892.

Asterophora heerii (Köl liker 1848).

Cette Grégarine a été signalée chez plusieurs espèces des genres *Phryganea* et *Agrypnia* par divers auteurs (Köl liker 1848 - Frantzius 1848, Schneider 1892 - Stein 1960) ainsi que chez *Athripsodes aterrimus* par Foerster 1938.

Dans notre publication de 1965, nous avons cru reconnaître cette espèce chez *Rhyacophila*. Mais il s'agit d'une erreur due à la convergence de certaines formes d'*A. heerii* et d'*A. mucronata*.

En fait, nous avons pu identifier *A. heerii* chez *Agrypnia obsoleta* (45/52), *Phryganea striata* et *Athripsodes aterrimus* (5/10).

Les céphalins, généralement lancéolés (Pl. IV, 4), peuvent atteindre une grande taille, de l'ordre de 400 μ . L'épimérite, porté par un col mesurant jusqu'à 30 μ de long, se présente sous 2 formes : celle, classique, d'un fer de lance, de 30 à 40 μ de haut pour 14 à 19 μ de large à la base (Pl. XX, 1-2), ou bien celle d'une couronne de petites papilles surmontée d'une digitation axiale (Pl. XX, 3).

Ces différentes excroissances sont parcourues par des fibrilles rayonnant autour d'un cercle qui délimite l'insertion du diamérite. En vue latérale, on a l'aspect d'une arborisation, tandis que, de face, le pourtour de la couronne est plus ou moins régulier (Pl. XX, 4); le diamètre de la couronne atteint alors de 20 à 24 μ . Cette deuxième forme peut s'interpréter comme une contraction de la première. Parfois la couronne est encore plus nette (Pl. IV, 5) et elle peut même montrer une striation épicyttaire rayonnante (Pl. V, 4). Notre espèce paraît ainsi correspondre à l'*Asterophora elegans* décrit par Léger.

La coexistence permanente d'épimérites en fer de lance et en couronne, avec tous les stades intermédiaires, ne nous permet pas de rapporter ces 2 formes à des espèces distinctes. Nous sommes donc amené à proposer la synonymie *A. heerii* = *A. elegans*.

Les stades jeunes possèdent un épimérite dépourvu de col, en forme de pileus allongé, (Pl. V 1) montrant comment le genre *Asterophora* pourrait dériver du genre *Pileocephalus*.

Du fait de la persistance de l'épimérite, les sporadins n'ont pas une taille plus grande que les céphalins. Ils présentent généralement un protomérite arrondi et un deutomérite effilé avec un rapport du protomérite à la longueur totale compris entre 1/3 et 1/4 (Pl. V, 5).

Les 23 kystes récoltés avaient un diamètre moyen de 214 μ . Les spores sont mûres à la déhiscence du kyste dont la durée de maturation est de 4 jours. De forme biconique allongée avec mucrons, elles mesurent 12 à 13 μ x 4 μ (Pl. XXVI. 5), ce qui correspond très bien à la spore donnée par Léger pour *A. elegans*.

Discussion. Cette espèce avait été placée antérieurement dans le genre Pileocephalus. L'identification proposée nous conduit à l'attribuer au genre Asterophora. Cette position systématique se justifie par trois points :

- 1°) L'épimérite présente un aspect fréquent en couronne.
- 2°) Cet épimérite est porté par un col long ou diamérite, selon le terme de Filipponi (1949), et qui n'existe pas chez les différentes espèces de Pileocephalus.
- 3°) Les spores ne sont pas ventrues comme chez Pileocephalus.

Asterophora caliciformis n. sp.

Chez 4 larves d'Agrypnia obsoleta provenant du lac Servièrre, nous avons trouvé des formes assez différentes de celles qui viennent d'être décrites.

Les céphalins observés mesurent de 200 à plus de 300 μ (Pl. IV, 6 et Pl. V, 7). Pour tous ces stades, l'épimérite a la forme d'une coupe portée par un diamérite court. Cette coupe, de 30 à 40 μ de diamètre, est beaucoup plus importante que la couronne de l'espèce précédente et elle n'est jamais surmontée d'une digitation axiale (Pl. XX, 5). Elle est ornée de stries épicytaires rayonnantes particulièrement nettes (Pl. V, 6) et est parcourue, comme chez A. heerii, par des fibrilles internes à disposition radiaire (Pl. XX, 6).

Le noyau est sphérique.

Bien que les spores n'aient pas été vues, les caractères de l'épimérite nous paraissent justifier la création d'une espèce nouvelle.

Asterophora cordiformis n. sp.

Nous avons pu identifier cette Grégarine chez 3 espèces de Leptoceridae : Mystacides longicornis (25/37), Triaenodes bicolor (7/12) et Oecetis furva (2/3).

Les céphalins (Pl. IV, 7), dont la longueur peut atteindre 300 μ , présentent un épimérite le plus souvent conique, avec renflement basal annulaire, au centre duquel vient s'insérer un court diamérite.

La forme évoque l'épimérite d'A. heerii, mais en plus trapu.

Chez un céphalin jeune (190 μ), l'épimérite, dont on voit la face inférieure de l'anneau basal, atteint déjà un grand développement (Pl. V, 8 et XX, 7). Les figures voisines (Pl. V, 9-10 et XX, 8) correspondent à des céphalins plus âgés. L'épimérite peut alors atteindre 35 μ de haut pour 30 μ de large, tandis que le diamérite ne dépasse pas 10 μ . Enfin, quelques céphalins trapus montrent un épimérite en forme de disque rappelant celui d'A. calici-

PLANCHE V.

1 à 5 : Asterophora heerii.

1 : jeune céphalin (x 800).

2 - 3 : épimériles (x 800).

4 : céphalin (x 400).

5 : sporadin (x 240).

6 - 7 : A. caliciformis.

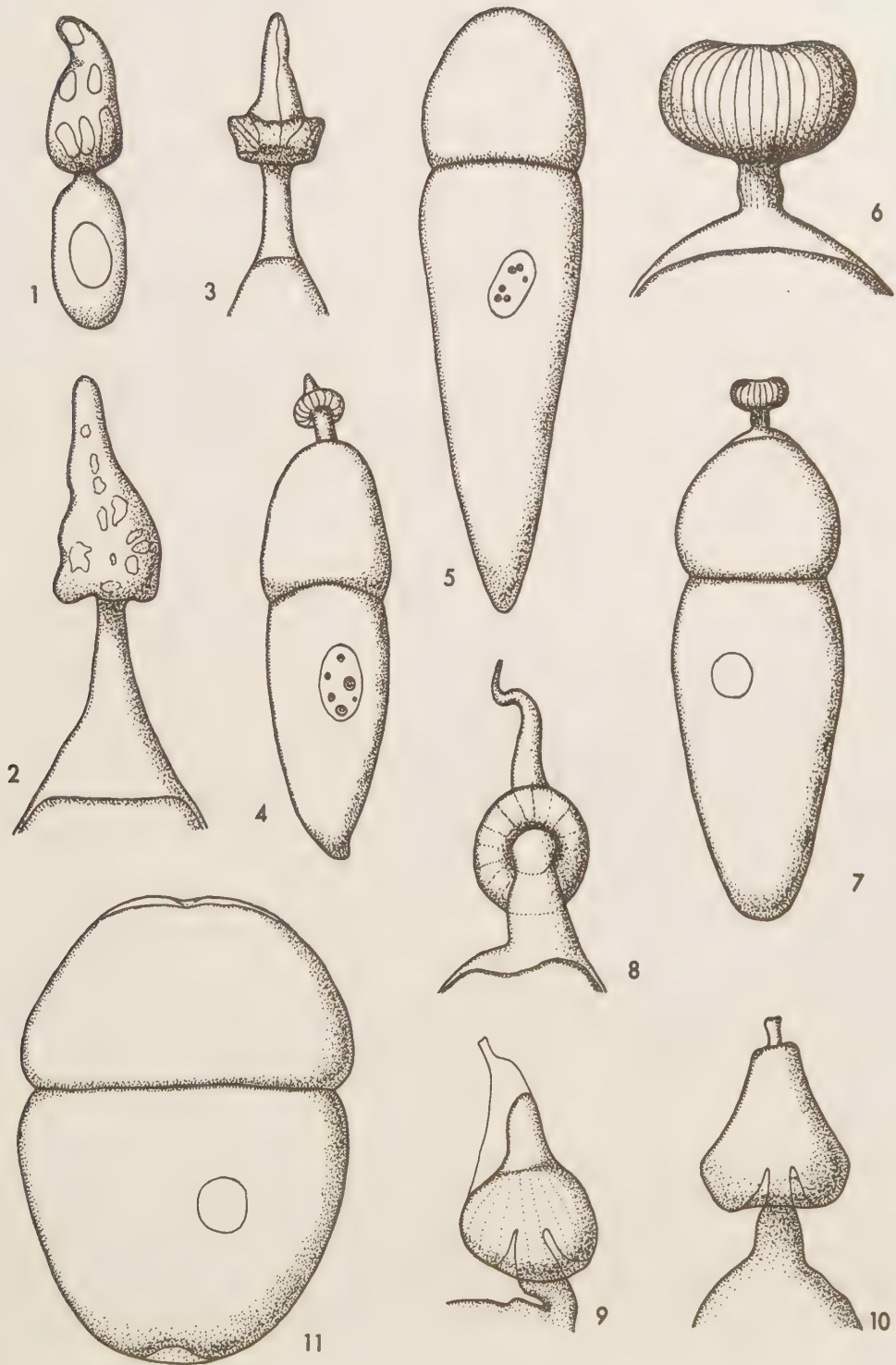
6 : épimérite (x 800).

7 : céphalin (x 240).

8 à 11: A. cordiformis.

8-9-10: épimériles (x 800).

11: sporadin (x 240).



formis, mais dépourvu de différenciation rayonnante bien marquée (Pl. XX. 9).

Les sporadins ont généralement une allure massive (Pl. V, 11). Le rapport du protomérite à la longueur totale est de l'ordre de $1/2,5$ et le noyau est sphérique.

La syzygie est de type frontal (Pl. XXIII, 2). Nous avons récolté 7 kystes de 115 à 218 μ . Ils étaient déhiscent au bout de 4 jours et les spores biconiques mesurent 11 à 12 μ x 4 μ (Pl. XXVI. 6).

Discussion. Une remarque importante s'impose ici. Cette espèce a pu être confondue, par son épimérite, avec Pileocephalus sinensis, dont elle se sépare cependant sans aucun doute par ses spores, par la présence d'un diamérite, et, à certains stades, par la forme en disque de l'épimérite. Il est curieux de constater que P. sinensis a été signalé par deux auteurs (Schneider 1875 et Wellmer 1911) chez Mystacides et en association avec Gregarina mystacidarum.

Mais il est rassurant de voir que Schneider, en 1885 (a), est beaucoup moins précis quant à la nature de l'hôte, qu'il désigne du nom de "Portefaix". Nous rappellerons, d'autre part, que G. mystacidarum a été décrit par Frantzius (1848) chez "Mystacida". Or, nous n'avons jamais rencontré de Grégarine du genre Gregarina chez les Leptoceridae et en particulier chez Mystacides.

Nous nous demandons si ces déterminations anciennes ne sont pas quelque peu erronées et si les auteurs cités n'ont pas désigné, du nom de Mystacides, des larves d'Anabolia nervosa. Si la position systématique de ces Trichoptères est bien éloignée, leurs fourreaux larvaires présentent une remarquable convergence puisque, dans les deux cas, ce sont des étuis faits de grains de sable et alourdis de quelques brindilles disposées dans le sens longitudinal. Dans ces conditions, la description donnée par Schneider (1882) de P. sinensis est tout à fait en accord avec l'espèce parasite d'Anabolia nervosa et la Grégarine, nommée par Frantzius "G. mystacidarum", correspondrait à G. limnophili; en raison de cette importante erreur de localisation, le terme de Gregarina mystacidarum ne devrait pas être maintenu.

Asterophora mucronata Léger 1892.

Les larves de Rhyacophila septentrionis, récoltées en Limagne (Chanoat, Gannat, Vic-le-Comte), sont régulièrement parasitées (30/53) quoique faiblement par une Grégarine chez laquelle nous avons toujours remarqué un long diamérite et un épimérite terminé par un long mucron.

Bien que la partie basale de l'épimérite ne corresponde pas exactement aux dessins de Léger, nous pensons néanmoins qu'il s'agit de cette espèce en raison de ce que nous savons sur la variabilité des épimérites chez le genre Asterophora.

L'épimérite, en forme de bonnet phrygien effilé, mesurant jusqu'à 30 μ de long pour 8 à 12 μ de large à la base (Pl. VII, 1 à 4 et XXI, 4). ressemble beaucoup à celui d'A. heerii, d'où la confusion que nous avons faite en 1965. Comme chez A. heerii, on assiste souvent à la contraction de la partie basale déterminant la formation d'un mucron terminal. Le diamérite, d'aspect hyalin, mesure jusqu'à 20 μ de long. La taille des céphalins reste inférieure à 200 μ . Ainsi que le note Léger, le protomérite et le deutomérite sont souvent d'égale dimension (Pl. VI, 1). Toutefois le protomérite devient prédominant chez les sporadins (Pl. VII, 5 - 6). Nous avons récolté 30 kystes d'un diamètre moyen de 111 μ . Les spores, obtenues au bout d'un délai de 3 à 5 jours, mesurent 8,5 μ x 4,5 μ (Pl. XXVI, 8). c'est-à-dire qu'elles sont de taille nettement plus petite que celles d'A. heerii.

Asterophora capitata n. sp.

Dans notre publication de 1965, nous avons déjà fait remarquer que quelques larves de Rhyacophila présentaient une Grégarine à épimérite légèrement différent de celui qui vient d'être décrit, mais les éléments nous manquaient pour y voir une espèce distincte. C'est l'étude des spores et une meilleure connaissance des hôtes qui nous a permis de trancher ce problème.

Cette espèce nouvelle a été trouvée de façon rigoureusement identique chez R. praemorsa (Gannat, Chaudesfour, Super-Besse; 10/10) et chez R. obliterated (Besse; 27/29).

Les céphalins (Pl. VI, 2), dont la taille peut atteindre 250 μ , possèdent un petit épimérite conique ou subglobuleux, de 10 à 15 μ de haut, porté par un diamérite hyalin et légèrement plus grand; l'ensemble de l'épimérite et du diamérite a l'allure d'une morille (Pl. VII, 7 à 9 et Pl. XXI, 5). Le protomérite, dont la longueur est environ le tiers de la longueur totale, a une forme globuleuse, avec un étranglement bien marqué au niveau du septum. Le deutomérite, lancéolé, contient un noyau ovalaire (Pl. VII, 10).

Les kystes ont un diamètre moyen de 172 μ (pour 21 kystes mesurés) et les spores, nettement plus allongées que dans l'espèce précédente, mesurent 12 μ x 4,5 μ (Pl. XXVI, 9). La durée de maturation des kystes est normalement de 4 jours, mais celle des spores peut-être beaucoup plus longue.

PLANCHE VI.

Différents céphalins d'Asterophora et de Discorhynchus.

1 : A. mucronata (x 570).

2 : A. capitata (x 400).

3 : A. pachydera (x 300).

4 : A. cupressiformis (x 480).

5 : A. tiaroides (x 480).

6 : D. truncatus (x 330).

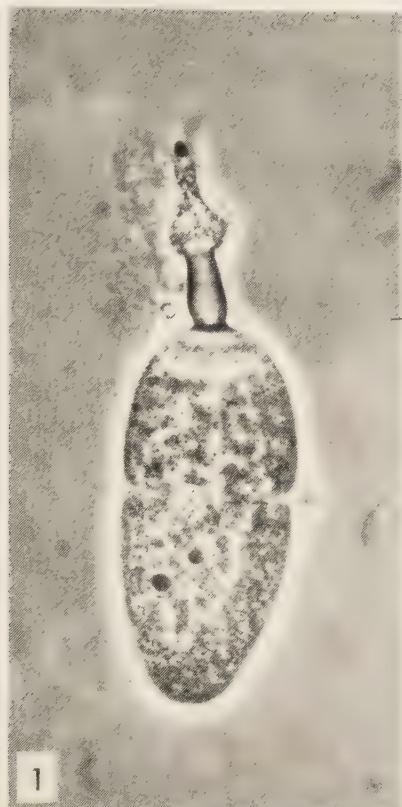


PLANCHE VII.

1 à 6 : Asterophora mucronata.

1 - 2 : jeunes céphalins (x 800).

3 - 4 : épimériles (x 800).

5 - 6 : sporadins (x 390).

7 à 10 : A. capitata.

7 : jeune céphalin (x 800).

8 - 9 : épimériles (x 800).

10 : sporadin (x 320).

11 à 13 : A. pachydera.

11 - 12 : épimériles (x 800).

13 : sporadin (x 320).

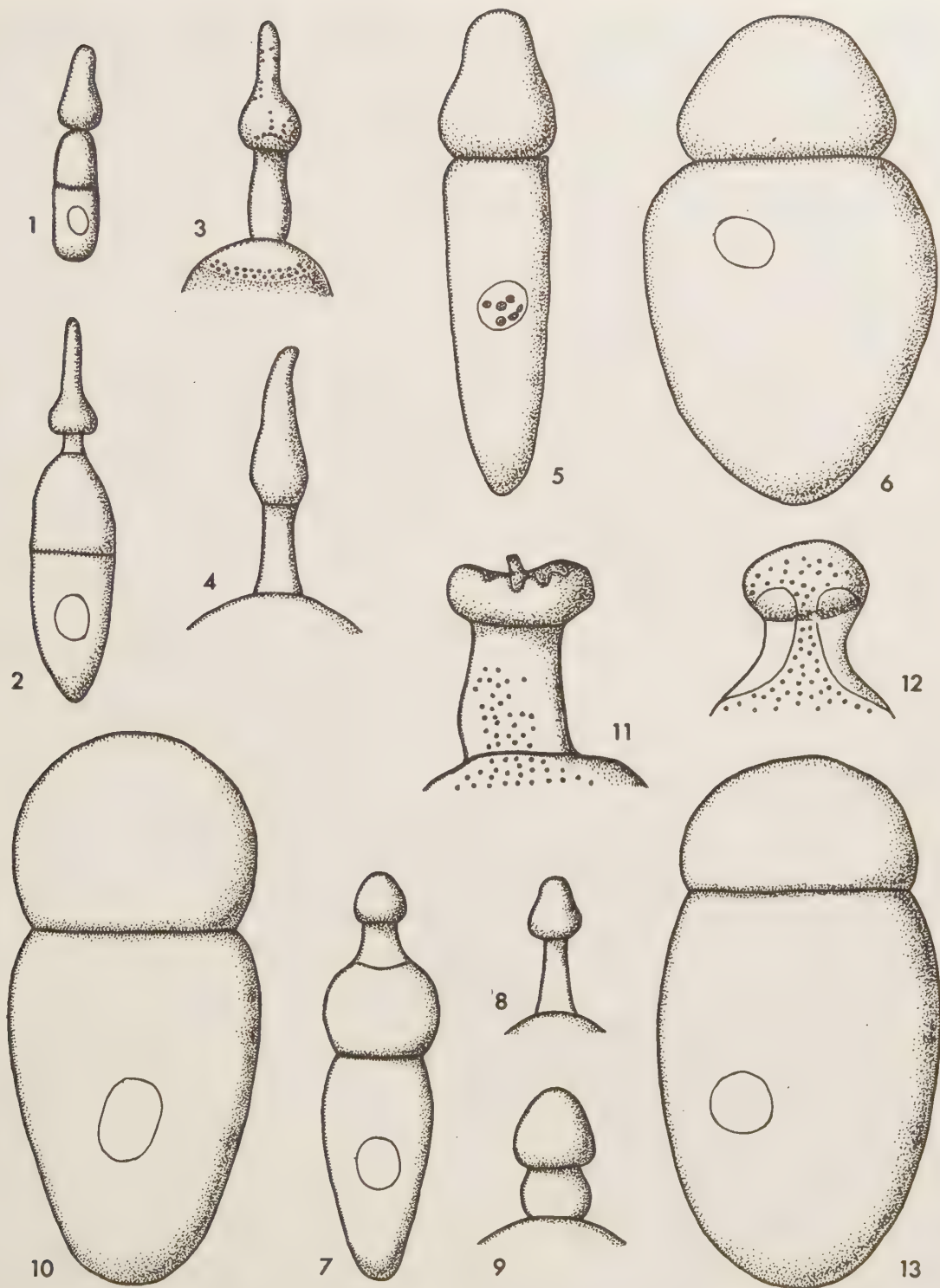
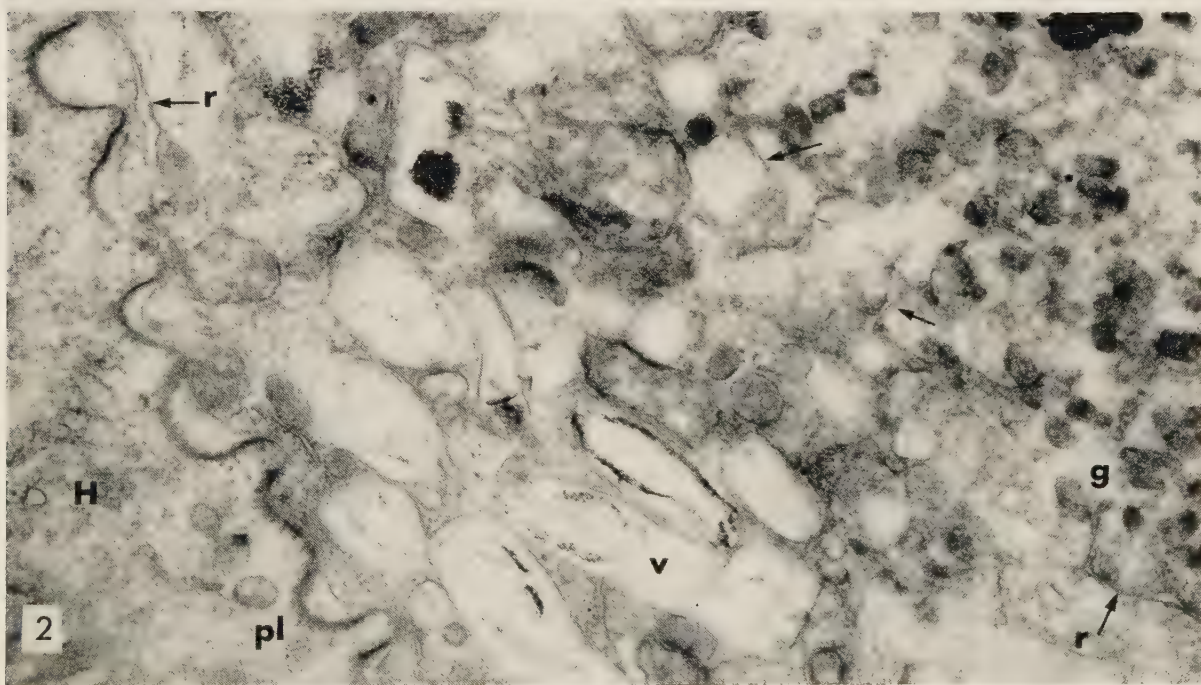
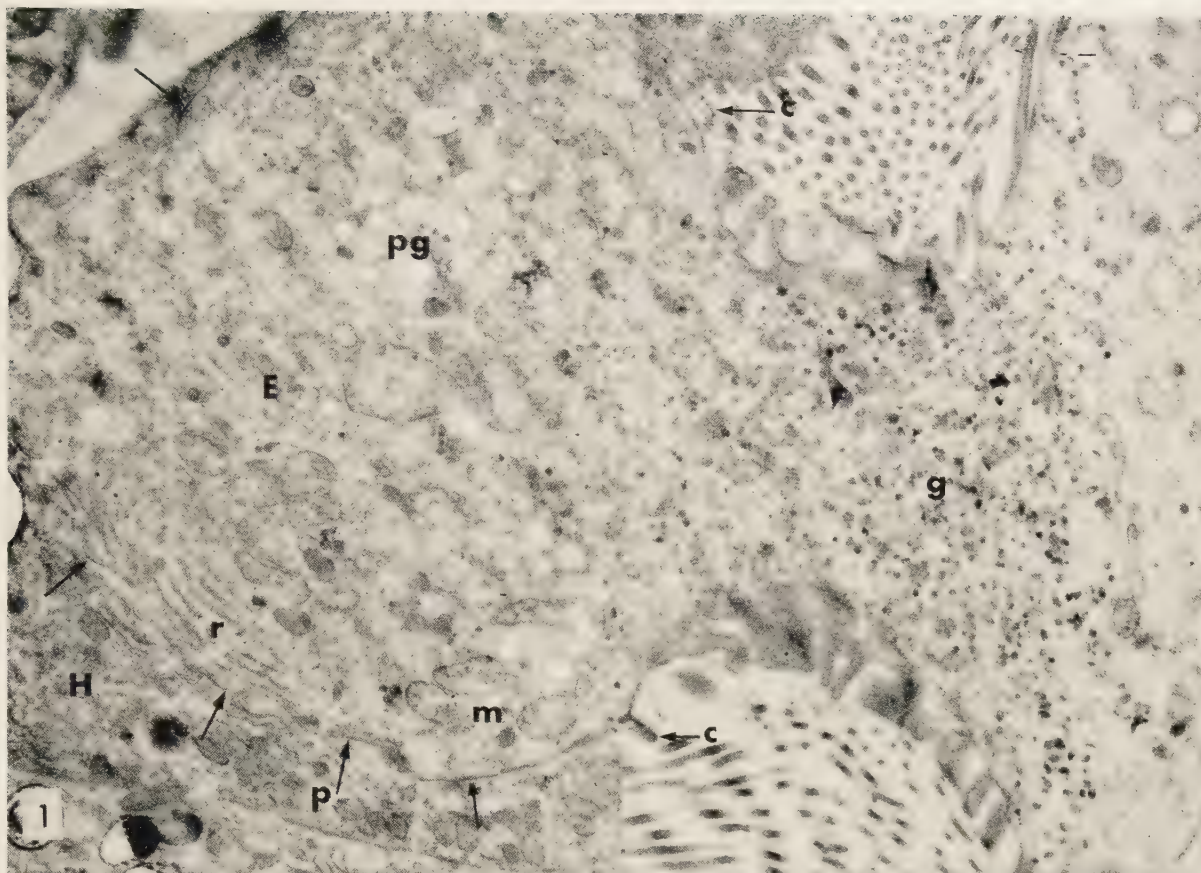


PLANCHE VIII.

Asterophora capitata : ultrastructure de l'épimérite.

- 1 : Coupe sagittale d'un épimérite (x 12 000).
L'épimérite (E) est enfoncé dans la cellule-hôte (H) jusqu'au niveau de la collerette (c).
p : paroi de l'épimérite - m : mitochondrie
r : reticulum endoplasmique.
g : granules diaméritiques - pg : paraglycogène.
- 2 : Coupe oblique dans la région du diamérite (x 30 000).
pl : plissement epicytaire avec fibrillation superficielle.
r : reticulum endoplasmique - v : vésicules endoplasmiques.
g : granules diaméritiques.



Chez cette espèce, une étude au microscope électronique nous a permis de préciser l'ultrastructure de l'appareil fixateur.

Le plissement épicytaire du trophozoïte se poursuit sur tout l'épimérite (Pl. VIII, 2), expliquant la striation que l'on peut y observer parfois en microscopie optique.

Dans la partie de l'épimérite extérieure à la cellule-hôte et nettement délimitée par une collerette périphérique, la paroi est constituée comme sur le reste du corps, d'une strate externe, pourvue d'une fibrillation longitudinale, et d'un feuillet épiplasmique interne, séparés par un espace clair.

Dans la partie intracellulaire, la paroi, en contact direct avec le cytoplasme de la cellule-hôte, se simplifie par disparition de l'épaississement épiplasmique immédiatement après la collerette.

L'épimérite proprement dit est riche en mitochondries et en ribosomes. Le reticulum endoplasmique est bien développé. Il est sous forme d'ergastoplasme périphérique dans la partie apicale (Pl. VIII, 1) et sous forme de canalicules à dilatations vésiculaires de grande taille ($1\ \mu$), dans la partie basale (Pl. VIII, 2). Des inclusions de paraglycogène se reconnaissent dans la moitié inférieure (Pl. VIII, 1).

Le diamérite présente un réseau endoplasmique dense et variqueux, contenant dans ses nodosités des granules contrastés (Pl. VIII, 1 et 2).

Bien que cette organisation laisse supposer une nutrition active par l'appareil de fixation, la cellule-hôte ne montre pas de modification de structure.

Asterophora pachydera n. sp.

Les larves de R. evoluta, communes au mois de Juin dans la Couze Pavin à Besse, et dans la Couze Chambon, hébergent une Grégarine bien distincte des précédentes.

L'épimérite s'épanouit, comme une corolle à bord denté, de 25 à 30 μ de diamètre, à l'extrémité d'un diamérite très fort, mesurant 15 μ de diamètre pour 30 μ de haut, et rempli de granulations entocytiques (Pl. XXI, 1 et 3). Cet aspect du diamérite - à l'opposé des autres espèces, chez lesquelles il est grêle et hyalin - nous a paru suffisamment caractéristique pour que cette espèce lui doive son nom. Vu de face, l'épimérite montre la même disposition en couronne à fibres rayonnantes que chez A. heerii ou A. caliciformis (Pl. XXI, 2). Chez les stades jeunes, il apparaît comme un mamelon séparé du protomérite par un étranglement (Pl. VII, 12).

Les céphalins mesurent jusqu'à 250 μ de long et présentent, comme ceux d'A. mucronata un protomérite et un deutomérite de dimensions à peu près égales (Pl. VI, 3). Le noyau est le plus souvent sphérique. Chez

les sporadins, le protomérite devient prédominant (Pl. VII, 13).

Nous avons récolté 28 kystes, d'un diamètre moyen de 154 μ . mais dont nous n'avons pas pu obtenir la maturation.

Asterophora cupressiformis n. sp.

Les Trichoptères de la famille des Brachycentridae n'ayant fait l'objet d'aucune prospection, nous n'avons pas été surpris de découvrir une espèce nouvelle chez des larves d'Oligoplectrum maculatum.

Ces larves, qui vivent en colonies dans la Couze Pavin, sont très normalement parasitées (35/42).

Les céphalins (Pl. VI, 4). mesurant jusqu'à 200 μ de long, possèdent un épimérite assez caractéristique en forme de cyprès de 30 μ de haut pour 15 μ de large à la base en moyenne. Cet épimérite est complexe car il comporte une partie centrale large, surmontée d'un mucron, et se prolongeant vers le bas par un manchon qui entoure le diamérite et le fait paraître très court (Pl. XXI, 6). Ce manchon se termine, à sa partie inférieure, par de petites dents qui font saillie en dehors des cellules intestinales et de même hauteur que la bordure en brosse de ces cellules (Pl. IX, 2 - 3). On peut rapprocher ce manchon de l'anneau d'A. cordiformis, au fond duquel vient s'insérer le diamérite.

Les sporadins peuvent atteindre une très grande taille : l'un d'eux mesurait 856 μ . ce qui est d'autant plus considérable que les hôtes sont petits. La silhouette de l'espèce rappelle un peu A. heerii par son deutomérite effilé, par le rapport du protomérite à la longueur totale qui est de 1/3, mais il n'y a pas d'étranglement au niveau du septum et le noyau est sphérique (Pl. IX, 5).

Les larves, bien qu'abondamment parasitées, ne nous ont jamais montré de kystes. Par contre, nous avons pu en trouver chez des individus en début de nymphose. Ces kystes, au nombre de 7, avaient un diamètre moyen de 223 μ . Les spores, obtenues au bout d'un délai de 3 jours, sont nettement biconiques et mesurent 8.8 μ x 3,5 μ (Pl. XXVI, 10).

Asterophora tiaroides n. sp.

Cette espèce a été trouvée, avec une deuxième Grégarine décrite plus loin, chez des larves du Phryganéide : Trichostegia minor (32/130), de différentes provenances, mais elle n'était abondante que chez les larves récoltées dans les mares de la forêt de Randan.

Les céphalins (Pl. VI. 5). qui peuvent atteindre 250 μ de long, présentent un épimérite, en forme de tiare antique. de 25 à 30 μ de haut pour 20 μ de large à la base, porté par un col d'une hauteur de 10 μ . Des prolongements digitiformes. issus de la partie inférieure de l'épimérite. viennent entourer le diamérite rappelant le manchon de l'espèce précédente et constituant un dispositif d'ancrage (Pl. IX, 7-8 et XXI. 7) entraînant souvent la cellule-hôte. Il est curieux de remarquer que la deuxième Grégarine présente chez Trichostegia minor appartient au genre Ancyrophora dont l'épimérite est caractérisé justement par un système de crochets.

Les prolongements digitiformes se développent en même temps que le diamérite et les stades jeunes sont très semblables à des céphalins de P. sinensis.

Les sporadins, de forme allongée jusqu'à la taille de 300 μ . prennent une forme massive entre 300 et 400 μ (Pl. IX, 9).

La constriction du septum est bien marquée; le rapport du protomérite à la longueur totale est de l'ordre de 1/2,5 et le noyau est sphérique.

Les kystes ont un diamètre moyen de 182 μ (pour 11 kystes mesurés). La déhiscence a été obtenue au bout de 4 jours et les spores fusiformes mesurent 11 μ x 4 μ (Pl. XXVI, 7).

Les 8 espèces d'Asterophora ainsi définies. montrent un épimérite variable rappelant souvent le type de Pileocephalus. Néanmoins nous pouvons opposer ces deux genres par les caractères suivants :

1°) La condensation de l'épimérite en une couronne, encore rare chez Pileocephalus. devient un phénomène banal chez Asterophora. peut-être grâce à l'acquisition de fibrilles contractiles.

2°) Le genre Asterophora possède toujours un diamérite qui fait défaut chez Pileocephalus.

3°) Les spores d'Asterophora sont fusiformes (diamètre de 3,5 μ à 4,5 μ). alors que celles de Pileocephalus sont ventrues (diamètre de 5,5 μ à 8,5 μ).

Aux 8 espèces d'Asterophora que nous avons étudiées, il faut en ajouter une 9ème, décrite par Hoside (1953) sous le nom de P. hydropsyches (orthographié hydropsychus par l'auteur), et provenant de larves d'Hydropsyche sp. Cette espèce doit être rapportée au genre Asterophora parce qu'elle présente les trois caractères que nous avons donnés pour ce genre :

1°) L'épimérite, qui rappelle celui d'A. tiaroides, montre une tendance très marquée à la formation d'une couronne basale.

2°) Il existe un diamérite bien développé.

PLANCHE IX.

1 à 5 : Asterophora cupressiformis.

1 : jeune céphalin (x 800).

2 - 3 : épimériles (x 800).

4 : céphalin (x 500).

»

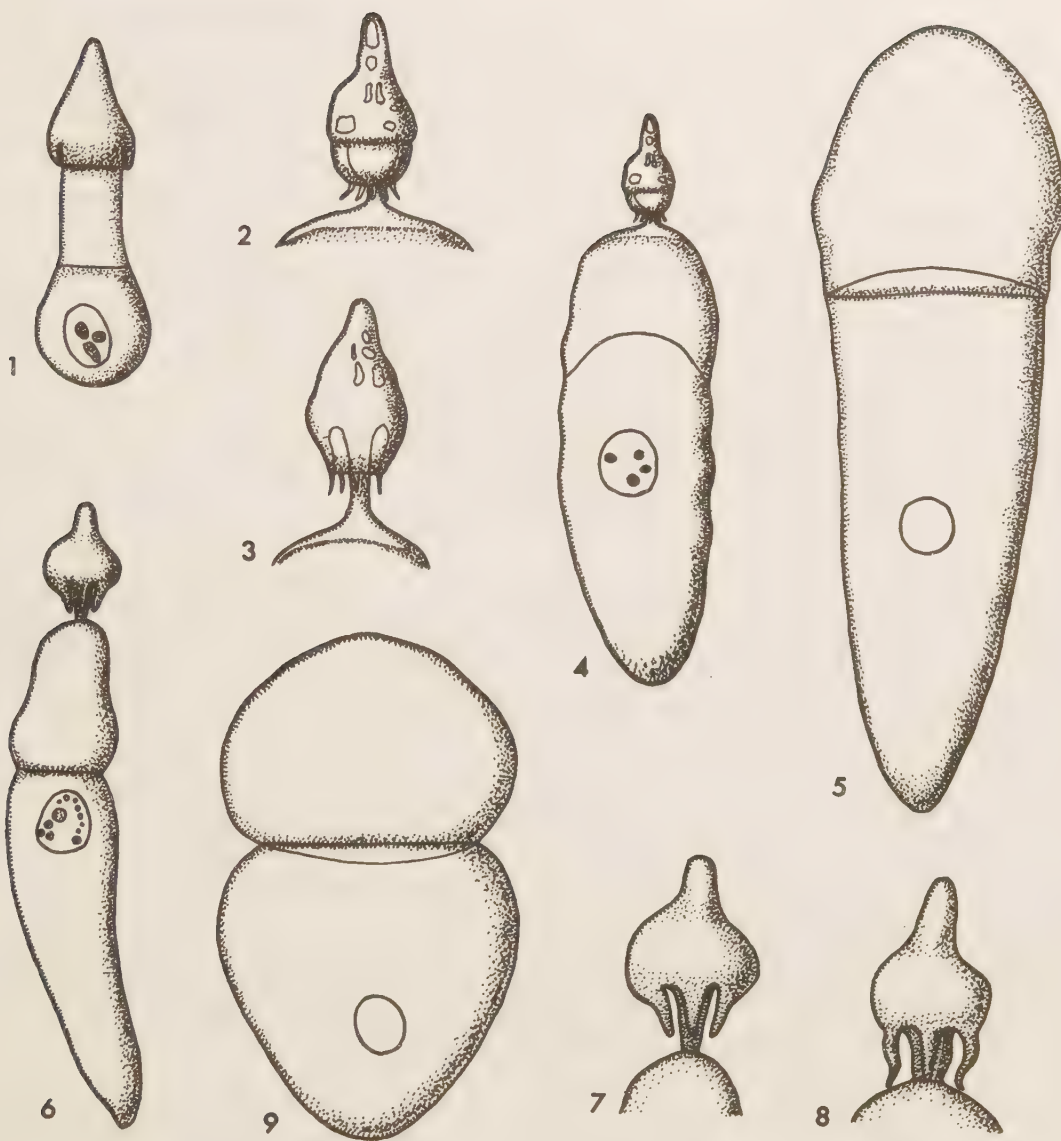
5 : sporadin (x 200).

6 à 9 : A. tiaroides.

6 : céphalin (x 500).

7 - 8 : épimériles (x 800).

9 : sporadin (x 200).



3 °) Les spores sont fusiformes (diamètre de 4 µ).

En résumé, les espèces d'*Asterophora* pourront être séparées de la manière suivante :

1 °) Epimérite en couronne permanente et non surmontée d'un mucron.

- diamérite court, grêle et hyalin A. caliciformis.
- diamérite long, large et rempli de granulations entocytiques
..... A. pachydera.

2 °) Epimérite en pileus fréquent.

a) diamérite court (de l'ordre de 10 µ).

- diamérite entouré d'un manchon A. cupressiformis
- diamérite entouré de digitations
formant dispositif d'ancrage A. tiaroides.
- diamérite dépourvu de manchon ou
de digitations A. cordiformis.

b) diamérite long (20 à 30 µ).

- épimérite de forme massive.
 - o épimérite petit (15 µ de haut) A. capitata.
 - o épimérite volumineux (30 µ de haut) A. hydropsyches.
- épimérite de forme élancée, terminé en
pointe.
 - o spores de 12 µ x 4 µ A. heerii.
 - o spores de 8,5 µ x 4,5 µ A. mucronata.

En dehors des Trichoptères, 4 espèces de Grégarines ont été attribuées au genre Asterophora. Ce sont :

1 °) A. philica (Leidy) Crawley (1903), parasite de Coléoptères Ténébrionides. Mais Théodoridès (1955 b) évoque pour cette espèce, la possibilité d'appartenir au genre Campanacephalus.

2 °) A. cratoparis Crawley (1903), parasite de Coléoptères Curculionides. Comme pour l'espèce précédente, l'absence totale de diamérite interdit une appartenance au genre Asterophora et les spores ne sont pas connues.

3 °) A. douxi Hesse.

4 °) A. aprilinae Hesse.

Ces deux espèces, parasites de larves de Diptères du genre Dixa, doivent être placées dans le genre Neoschneideria, ainsi que le montrent Ormières, Manier et Mathiez (1965).

En conséquence, le genre Asterophora, comme le genre Pileocephalus, peut être considéré comme strictement inféodé aux Trichoptères.

3. Genre Discorhynchus Labbé 1899.

Discorhynchus truncatus (Léger 1892).

Léger (1892) n'avait pas pris une grande attention à la détermination de l'hôte de cette espèce, puisqu'il indiquait comme provenance : "larves de Sericostomes ?".

C'est donc par hasard que nous avons trouvé cette espèce chez des larves de Plectrocnemia conspersa particulièrement abondantes dans un petit cours d'eau de la région de Vic-le-Comte. Le coefficient parasitaire était de 47%, mais les Grégarines sont en très petit nombre dans chaque hôte.

L'espèce, très caractéristique, est facile à reconnaître. Le plus grand céphalin observé mesurait 220 μ (Pl. VI, 6). L'épimérite a la forme d'une calotte de 20 à 24 μ de haut et pouvant atteindre 32 μ de diamètre (Pl. XXI, 9). Sa partie inférieure entoure, comme une couronne, un diamérite court.

Chez les individus jeunes, cette couronne, encore mince, montre, par transparence, des rayons de soutien comparables à ceux d'Asterophora mais dirigés ici vers le bas, comme dans une ombrelle (Pl. X, 3 et XXI, 8). Le septum n'est pas encore formé chez un céphalin de 52 μ (Pl. X, 2).

Les sporadins, mesurant jusqu'à 300 μ , ont une forme très remarquable (Pl. X, 6). Le protomérite, légèrement piriforme, est séparé, par un étranglement, du deutomérite cylindrique et tronqué à son extrémité postérieure. Le rapport du protomérite à la longueur totale se situe entre 1/3 et 1/4 et le noyau est sphérique.

En raison de la rareté de cette espèce, les kystes sont peu abondants, et, pour 100 larves étudiées, nous n'avons pu en trouver que 4, d'un diamètre moyen de 184 μ , dont il n'a pas été possible d'obtenir la maturation.

Léger donne le dessin de spores biconiques dont il n'indique pas les dimensions.

4. Genre Geniorhynchus Schneider 1875.

Geniorhynchus aeschnae Crawley 1907.

Nous avons retrouvé cette Grégarine chez des larves d'Aeschna grandis provenant du lac Bourdouze. Sa répartition paraît être très sporadique car de nombreuses larves d'Aeschna récoltées en d'autres lieux se sont toujours montrées libres de parasite.

PLANCHE X.

1 à 6 : Discorhynchus truncatus.

1 - 2 : jeunes céphalins (x 800).

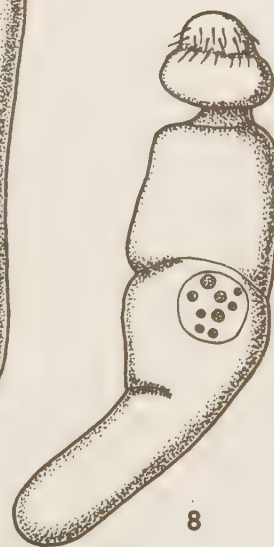
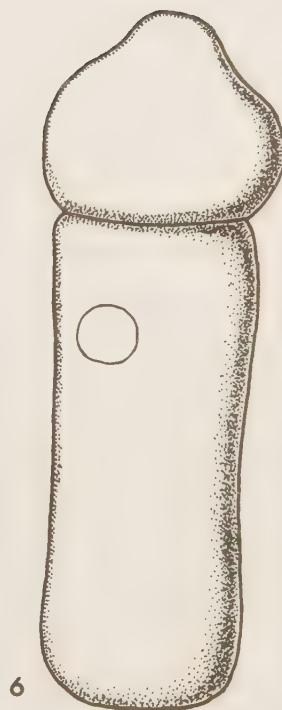
3 - 4 : épimériles (x 800).

5 : céphalin (x 320).

6 : sporadin (x 320).

7 - 8 : Geniorhynchus aeschnae.

jeunes céphalins (x 400).



L'épimérite présente l'aspect en "pomme d'arrosoir" décrit par Desportes (1963). Mesurant $50\ \mu$ de diamètre, il est véritablement hérissé d'épines dirigées vers le bas et recouvrant toute sa surface (Pl. XXII. 2-3). Le diamérite est plus fort et plus résistant que ceux du genre Asterophora. De plus il montre souvent des plissements transversaux traduisant sa contractilité. Cet épimérite est très persistant puisqu'un céphalin mesurait $570\ \mu$ (Pl. XI. 2).

Chez les stades jeunes, le diamérite ne s'est pas encore développé et l'épimérite a la forme d'une calotte sphérique avec épaississement basal qui rappelle un épimérite de Discorhynchus (Pl. X, 7-8).

Nous avons récolté 10 kystes d'un diamètre moyen de $430\ \mu$. Les spores étaient bien mal connues, car seul un dessin, fort imprécis et sans échelle, en avaient été donné par Stein (1960). Elles ont une forme très particulière, cylindro-biconique, avec deux petits mucrons aux extrémités, et mesurent $12\ \mu \times 5,5\ \mu$ (Pl. XXVII, 1).

5. Genre Globulocephalus Baudoin 1965.

Globulocephalus hydropsyches Baudoin 1965.

Pour la description de cette espèce, nous renvoyons à notre publication de 1965. Nous avons observé, sur des coupes de larves d'Hydropsyche, de jeunes céphalins intracellulaires. Cette particularité rare nous a été confirmée par des frottis de cellules intestinales - le stade intracellulaire pouvant atteindre $50\ \mu$. C'est ce stade qui imprime la forme globuleuse des jeunes trophozoïtes.

Les stades intracellulaires, décrits par Nowlin (1922) pour une Grégarine parasite de larves de Diptères du genre Sciara, présentent des caractères identiques : même état tricystidé, avec épimérite en bouton, et même forme globuleuse. Si l'évolution ultérieure est différente, ces deux exemples montrent que le stade intracellulaire ne représente pas ici un caractère primitif, mais correspond à une acquisition secondaire, puisque, dans les deux cas, il existe un épimérite bien différencié devenu non fonctionnel.

Un épimérite et des spores sont figurés (Pl. XIX 4 et Pl. XXVII, 2).

Ajoutons que G. hydropsyches ne présente aucun rapport avec l'espèce décrite par Hoside (1953) chez le même hôte, sous le nom de P. hydropsyches, et que nous avons transférée dans le genre Asterophora. Les épimérites des deux genres Globulocephalus et Asterophora ne peuvent pas être confondus et le genre Asterophora possède un développement extracellulaire.

6. Genre Gemmicephalus n. g.

Gemmicephalus mutabilis n. sp.

Cette curieuse espèce a été rencontrée chez des larves d'Àthripsodes

cinereus (7/7), provenant du lac Bourdouze, où elle figurait seule.

Les céphalins, dont la taille ne dépasse pas 150 μ (Pl. XI, 1), présentent un épimérite ayant la forme d'un petit bourgeon mesurant au maximum 14 μ de haut pour 10 μ de large (Pl. XII, 1-2 et XIX, 3). Très souvent cet épimérite reste engagé dans la cellule-hôte et il montre alors, de façon très nette, une striation longitudinale (Pl. XII, 3) rappelant tout à fait la description de Léger et Duboscq (1909) pour une Grégarine de larves aquatiques de Diptères du genre Ptychoptera et nommée, par ces auteurs, Pileocephalus striatus.

Les sporadins mesurent jusqu'à 300 μ de long. Le rapport du protomérite à la longueur totale varie entre 1/4 et 1/5. Le noyau est sphérique. Cette espèce montre une étonnante plasticité rappelant celle que nous avons observée chez Legeria agilis, par exemple. Certains individus sont très allongés avec un protomérite dilaté dans sa partie antérieure; d'autres ont une forme plus massive (Pl. XII, 4 à 7).

Nous avons récolté 2 kystes de 190 μ de diamètre. La déhiscence s'est effectuée par simple rupture au bout de 4 jours. Les spores, légèrement biconiques et dépourvues de mucron, mesurent 8 μ x 5,5 μ (Pl. XXVII, 3).

Discussion. Cette espèce n'est pas sans évoquer, par la forme de son épimérite et la silhouette de certains céphalins, le genre Leidyana. Néanmoins la croissance harmonique du protomérite et du deutomérite, la déhiscence du kyste et la forme de la spore nous montrent que cette Grégarine n'a rien à voir avec les Gregarinidae. Parmi les Actinocephalidae, un épimérite de même type général peut être trouvé chez le genre Pileocephalus. Mais ce genre possède des spores bien différentes. Nous devons donc considérer l'espèce décrite comme appartenant à un nouveau genre qui sera ainsi défini :

Gemmicephalus, nov. gen.

Genre d'Eugrégarine de la famille des Actinocephalidae à épimérite en forme de bourgeon ovalaire.

Spores légèrement biconiques.

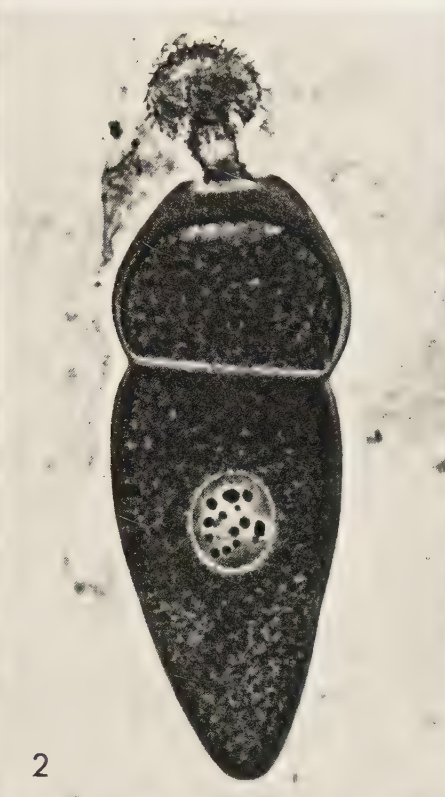
Espèce type : G. mutabilis, parasite de la larve d'Athripodes cinereus (Trichoptère).

Il existe peut-être une deuxième espèce correspondant à "Pileocephalus" striatus Léger et Duboscq 1909, parasite de la larve de Ptychoptera (Diptère), mais dont les spores sont inconnues. Par ailleurs, une autre Grégarine, décrite par Köl liker (1848) chez la larve d'un Hydrophilus, et nommée par cet auteur Gregarina brevirostra, présente encore un épimérite en forme de bourgeon ovalaire. Cette espèce, qui n'appartient pas au genre Gregarina, a été revue par Foerster (1938), mais son cycle reste à étudier.

PLANCHE XI.

Différents céphalins d'Actinocephalidae.

- 1 : Gemmicephalus mutabilis (x 700).
- 2 : Geniorhynchus aeschnae (x 300).
- 3 : Pilidiophora fragilis (x 460).
- 4 : Ancyrophora octacantha (x 400).
- 5 : A. sp. 1 (x 460).
- 6 : A. puytoraci (x 600).



Ce nouveau genre nous paraît très intéressant par sa position systématique. Si l'épimérite est analogue à celui du genre Leidyana, la spore, légèrement biconique et sans mucron, est très proche de la forme ellipsoïde commune chez les Gregarinidæ-Hirmocystidæ.

Le genre Gemmicephalus pourrait ainsi représenter une forme de passage des Gregarinidæ aux Actinocephalidæ.

7. Genre Pilidiophora n. g.

Pilidiophora fragilis n. sp.

Cette Grégarine a été trouvée chez Agrypnia pagetana (12/31) provenant du lac Bourdouze et accidentellement chez A. obsoleta de même origine. Il nous a été très difficile de l'identifier en raison de la grande fragilité de l'épimérite.

Celui-ci a la forme d'une calotte, de 9 μ de diamètre, prolongée vers le bas par des languettes formant un manchon, autour d'un pédicule très grêle, de sorte que l'ensemble présente extérieurement l'aspect d'une courte massue de 14 μ de haut (Pl. XII, 11-12 et XIX, 9-10).

La taille des céphalins ne dépasse pas 150 μ (Pl. XI, 3).

Chez les stades jeunes, extracellulaires, le diamérite et son manchon ne sont pas encore développés et l'épimérite a la forme simple du genre Gemmicephalus (Pl. XII, 8-9).

Les sporadins, dont la longueur peut atteindre 250 μ , ont une forme ovulaire assez particulière résultant des caractères suivants : protomérite tronconique, deutomérite ventru et souvent terminé en pointe. rapport du protomérite à la longueur totale variant de 1/3 à 1/4.

Le noyau est sphérique (Pl. XII, 13).

Les spores ne sont pas connues.

Discussion. Par la forme de l'épimérite, cette espèce est assez proche du genre Gemmicephalus, mais il s'y ajoute une complication structurale due à la présence d'un diamérite intra-épiméritique.

La silhouette des sporadins, assez particulière, est très comparable à celle donnée par Schneider (1875) pour la variété b d'Ancyrophora stelliformis (Schneider), mais les languettes, que nous avons décrites, entourant étroitement le diamérite, ne peuvent pas jouer le rôle des crochets caractéristiques de ce genre.

Nous proposons donc, pour cette espèce, la création d'un genre nouveau qui sera ainsi défini :

Pilidiophora nov. gen.

Genre d'Eugrégarine de la famille des Actinocephalidæ, à épimérite dépourvu de col différencié et affectant la forme d'un petit bonnet constitué d'une calotte prolongée vers le bas par des languettes entourant le diamérite.

PLANCHE XII.

1 à 7 : Gemmicephalus mutabilis.

1 - 2 : épimériles (x 800).

3 : céphalin (x 800).

4 à 7 : sporadins (x 400).

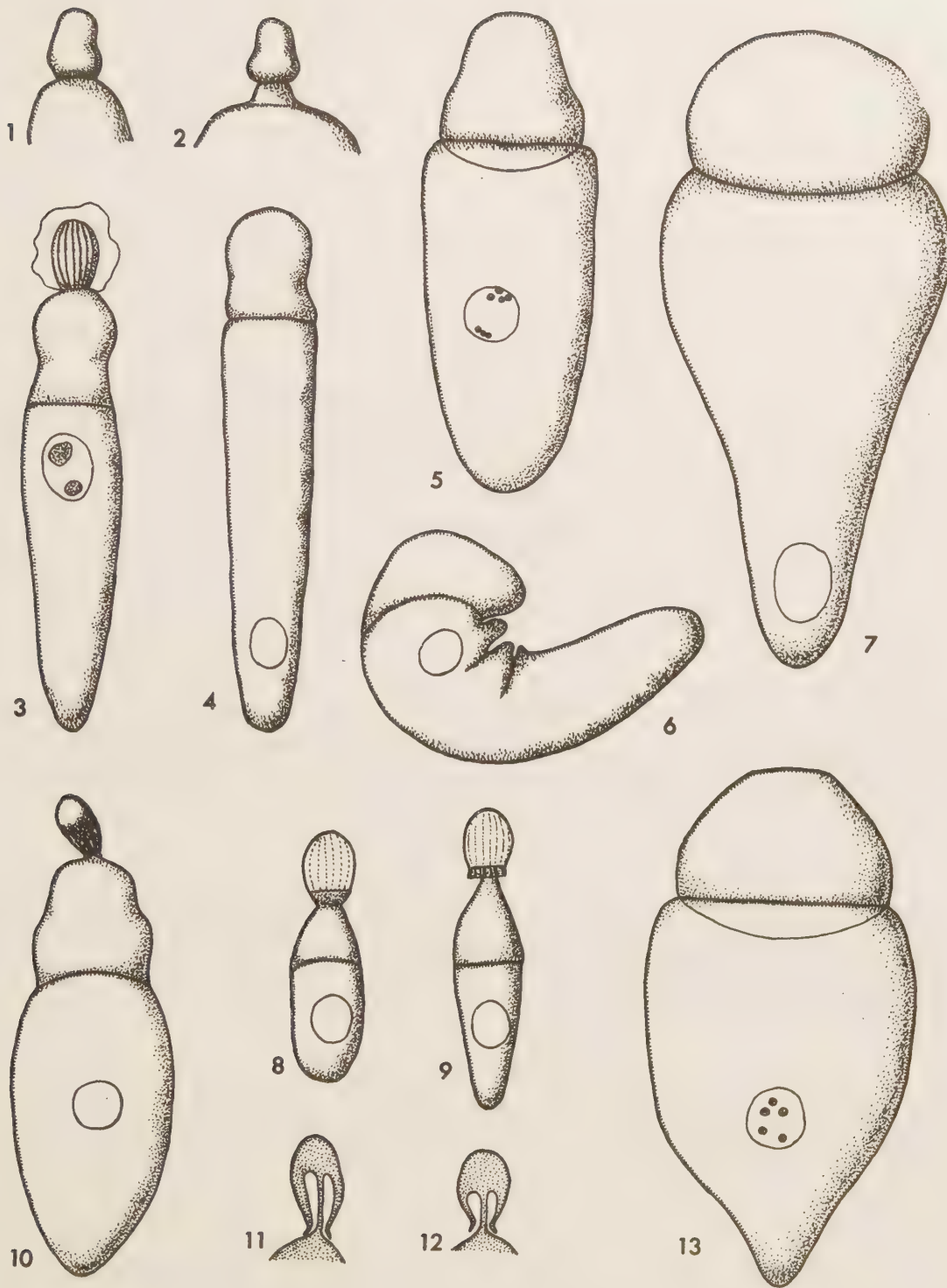
8 à 13: Pilidiophora fragilis.

8 - 9 : jeunes céphalins (x 1 200).

10 : céphalin (x 500).

11-12 : épimériles (coupes sagittales, x 800).

13 : sporadin (x 320).



Une seule espèce connue : P. fragilis, parasite de la larve d'Agrypnia pagetana (Trichoptère).

8. Genre Ancyrophora Léger 1892.

Ancyrophora octacantha (Frantzius 1848).

Cette Grégarine, signalée par Frantzius dès 1848 sous le nom d'Actinocephalus octacanthus, ne semble jamais avoir été revue. C'est pourtant l'espèce la plus fréquente des larves de Phryganea striata (16/20), récoltées tant au lac Bourdouze qu'au lac Servièrre, mais elle peut coexister, chez cet hôte, avec Asterophora heerii.

Les céphalins, qui mesurent jusqu'à 200 μ , ont une forme plutôt massive (Pl. XI, 4). L'épimérite, qui présente de face l'aspect d'une étoile (Pl. XIII, 3-4 et XXII, 5), est constitué d'une tête, de 9 μ de diamètre, entourée d'une couronne de crochets recourbés vers le bas (Pl. XIII, 5). Ces crochets sont normalement au nombre de 8, mais ce nombre peut varier de 5 à 9.

Les sporadins, longs de 200 à 300 μ , ont une forme également massive avec protomérite large et deutomérite terminé en pointe (Pl. XIII, 6). Le rapport du protomérite à la longueur totale est de 1/3 et le noyau est à peu près sphérique.

Nous avons récolté 13 kystes d'un diamètre moyen de 133 μ . Le temps de maturation a été de 10 jours. Les spores biconiques mesurent 8,5 μ x 5,5 μ et sont munies aux pôles et à l'équateur d'épines de 4 μ de long (Pl. XXVII, 5).

Ancyrophora puytoraci (1) n. sp.

Cette espèce coexiste chez Trichostegia minor (21/130) avec Asterophora tiaroides. Sa fréquence est très inégale selon les localités, ainsi que le montre le tableau suivant :

(1) Respectueusement dédiée au Professeur P. de Puytorac.

	<i>Ancyrophora</i> <i>puytoraci</i>	<i>Asterophora</i> <i>tiaroides</i>
Puy-de-Côme $\frac{19}{65}$	14	5
Randan $\frac{32}{56}$	6	26

L'épimérite, assez différent de celui de l'espèce précédente, a la forme d'une petite tête, de 8 à 12 μ de diamètre, couverte, sur toute sa surface, de très nombreux crochets plus ou moins recourbés et retenant souvent la cellule-hôte (Pl. XIV, 2 à 4 et XXII, 6). Il appartient donc au même type que celui décrit chez *A. cervicornis* (Théodoridès 1955) ou *A. tuzetae* (Théodoridès et Jolivet 1959) et peut être opposé au type précédent, dans lequel les crochets s'implantent selon une couronne.

Les céphalins jeunes, effilés ou globuleux, rappellent par leur silhouette l'*Ancyrophora uncinata* de Léger (Pl. XI, 6 et XIV, 1).

Les céphalins plus âgés, de l'ordre de 200 μ , présentent un épimérite plus réduit qui semble se flétrir (Pl. XIV, 5-6 et XXII, 7). Le protomérite reste petit, globuleux, et le rapport du protomérite à la longueur totale varie de 1/5 à 1/6. Le noyau est sphérique.

Les sporadins conservent la même forme générale que l'on retrouve aussi chez *A. tuzetae* (Pl. XIV, 7-8).

La syzygie est de type latéral (Pl. XXIII, 5). Nous avons récolté 10 kystes d'un diamètre moyen de 128 μ . Le temps de maturation est long, de l'ordre de 20 jours.

Les spores biconiques mesurent 8 μ x 5 μ et portent, aux pôles et à l'équateur, des épines trois fois plus courtes que chez *A. octacantha* (Pl. XXVII, 6).

En dehors des deux espèces que nous venons de définir, il nous a été possible de reconnaître le genre *Ancyrophora* chez deux autres Trichoptères. Mais leur caractère accidentel ne nous a pas permis d'en faire une détermination précise. Ce sont :

Ancyrophora sp. 1.

Chez *Mystacides longicornis*, nous avons observé des céphalins de 180 μ avec un épimérite à 10 crochets recourbés, implantés sur une couronne (Pl. XI, 5 et XXII, 4).

PLANCHE XIII.

1 à 6 : Ancyrophora octacantha.

1 : céphalin (x 400).

2 : jeune céphalin (x 600).

3-4-5 : épimérites (x 800).

6 : sporadin (x 300).

7 à 12: Hoplorhynchus oligacanthus.

7 : céphalin (x 600).

8 à 11: épimérites (x 800).

12 : sporadin (x 400).

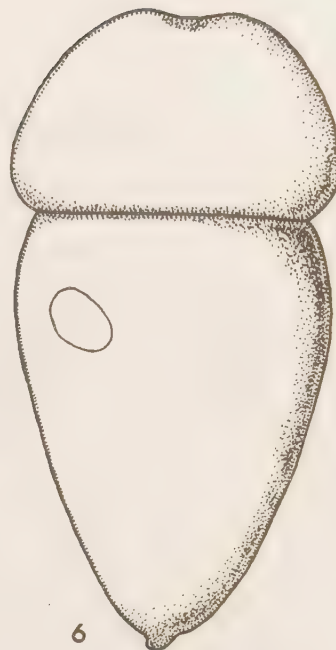


PLANCHE XIV.

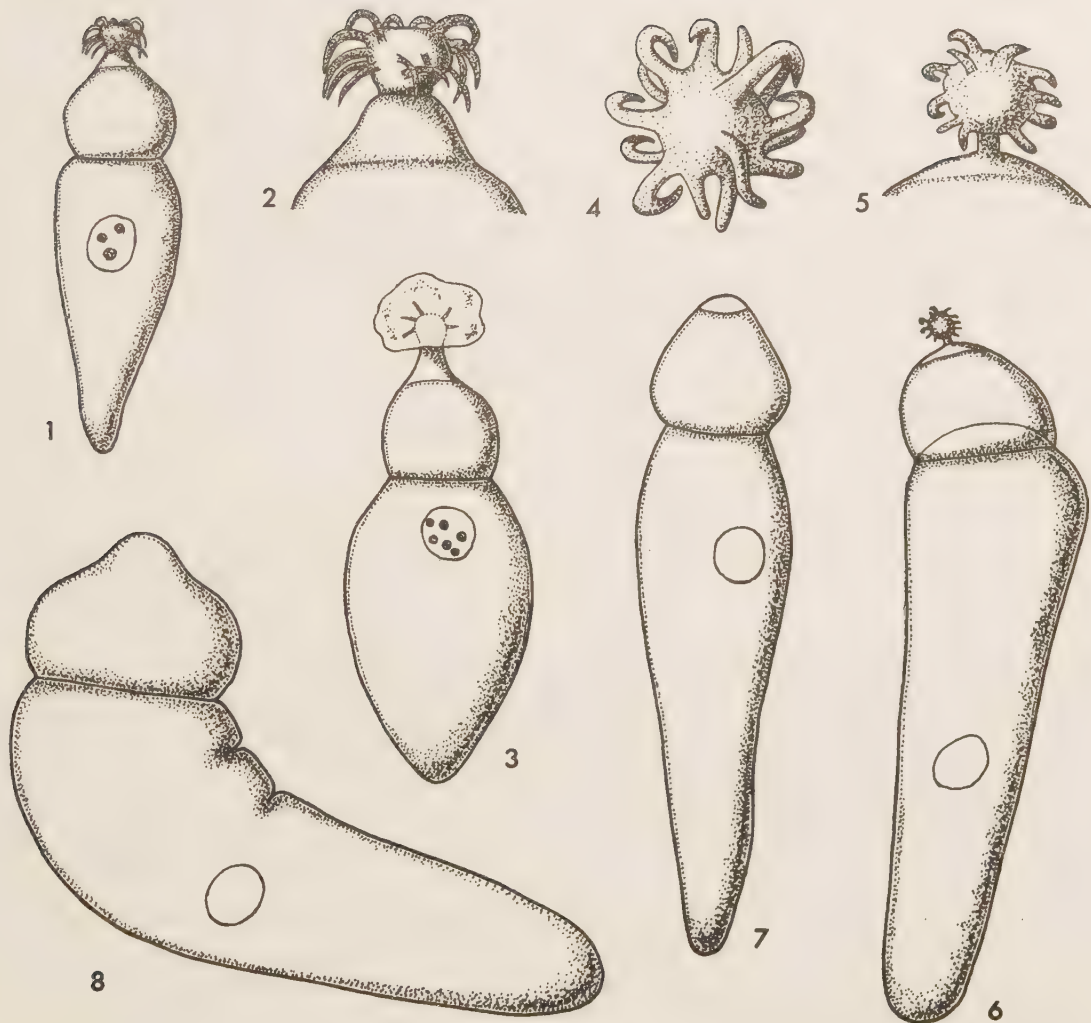
Ancyrophora puytoraci.

1 - 3 : jeunes céphalins (x 600).

2-4-5 : épimériles (x 800).

6 : céphalin (x 400).

7 - 8 : sporadins (x 400).



Ancyrophora sp. 2.

Chez Plectrocnemia conspersa, nous avons vu de petits céphalins, terminés en pointe, ne dépassant pas 70 μ , et un sporadin de 130 μ . Les crochets, en petit nombre, restent entourés de débris cellulaires mais il semble qu'ils soient implantés sur une couronne.

En résumé, bien que nous ayons rencontré, chez les Trichoptères, plusieurs espèces d'Ancyrophora, il ne nous a pas été possible de trouver l'unique espèce de ce genre, que Léger (1892) y décrit sous le nom d'A. uncinata, et qu'il définit par un épimérite à 12 crochets disposés sur 2 rangées. La vaste répartition de l'espèce, donnée par cet auteur, à la fois chez les Dytiscides et les Trichoptères, est en désaccord avec la spécificité que nous observons. On peut donc penser que cette Grégarine, jamais revue chez les Trichoptères, correspond plutôt à une espèce particulière aux Dytiscides, que des convergences de forme ont fait confondre avec les espèces des Trichoptères.

9. Genre Hoplorhynchus Carus 1863.

Hoplorhynchus oligacanthus (Siebold 1839).

Cette espèce, connue depuis longtemps, a été signalée, le plus souvent chez des larves de Calopteryx virgo. Nous l'avons retrouvée chez des larves de Lestes sponsa (16/21), provenant de l'Estivadou, ce qui représente un hôte nouveau.

L'épimérite ressemble beaucoup à celui d'Ancyrophora octacantha puisqu'il est constitué de digitations rayonnantes dont le nombre peut atteindre le chiffre 8 (Pl. XXII, 1). Mais il s'en sépare nettement par l'existence d'un diamérite, long de 20 μ , qui a pu faire placer cette espèce dans le genre Stylorhynchus de Stein (1848). Le nombre des digitations est variable, ainsi que l'avait déjà remarqué Schneider (1875) qui a figuré des épimérites à 4, 6 et 8 crochets. Ceux que nous avons rencontrés possédaient 5, 6, 7 ou 8 crochets (Pl. XIII, 7 à 10). En vue de profil, ces digitations se différencient assez bien de celles du genre Ancyrophora : il s'agit de courtes griffes chez Hoplorhynchus (Pl. XIII, 11) et de crochets grêles et recourbés chez Ancyrophora.

Les sporadins ne dépassent guère la taille des plus grands céphalins qui peut atteindre 300 μ . La silhouette de l'espèce est assez caractéristique : le protomérite est court et globuleux, tandis que le deutomérite est effilé (Pl. XIII, 12). Le noyau est ellipsoïde.

La syzygie est de type latéral (Pl. XXIII, 3). I. Desportes (1963 a) a décrit le processus de l'enkystement qui montre bien qu'il ne s'agit pas d'une syzygie frontale, en dépit de ce qu'elle affirme, car, dans la formation du kyste, les conjugants s'enroulent l'un autour de l'autre et les protomérites sont déjetés sur le côté.

Au contraire, dans une véritable syzygie frontale, le kyste se forme par tassement polaire et les protomérites occupent une position centrale.

Nous avons récolté 7 kystes, d'un diamètre moyen de 170 μ . Le temps de maturation est de 3 jours. Les spores en croissant, dont les dimensions n'étaient pas connues, mesurent 13 μ d'une pointe à l'autre en ligne droite et leur largeur est de 3,5 μ .

Les sporozoïtes sont bien visibles par transparence (Pl. XXVII, 7).

Discussion. Cette espèce s'identifie très bien à l'espèce décrite par Kölliker (1848) chez des larves d'Agrion sous le nom de Gregarina sieboldii et placée par la suite dans le genre Actinocephalus.

La description et les dessins de Foerster (1938), complétant le dessin de Kölliker, sont tout à fait conformes à nos observations : protomérite en oignon - noyau ovalaire - épimérite à 5,6 ou 7 crochets en forme de griffes courtes.

10. Genre Legeria Labbé 1899.

Legeria agilis (Schneider 1875).

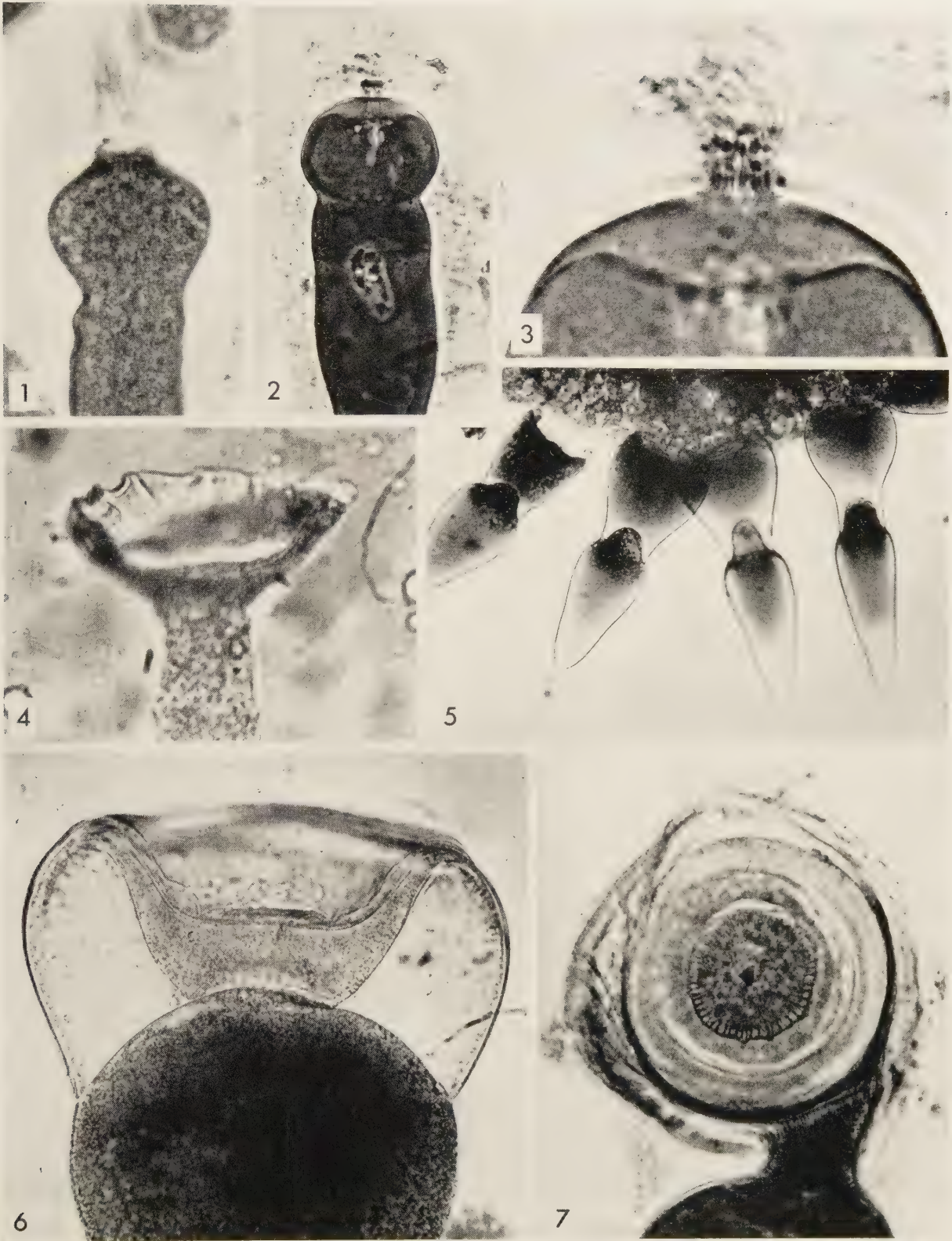
Ainsi que nous l'avons montré en 1961, le genre Legeria est très voisin du genre Bothriopsides : même fixation épiméritique par filaments, même renflement fréquent du protomérite dans sa région antérieure et même faculté pour le sporadin de se fixer par la protomérite.

Cependant le genre Legeria peut être distingué du genre Bothriopsides par les caractères suivants :

- 1°) Il n'existe en aucun moment, chez Legeria, de ventouse protoméritique différenciée.
- 2°) L'épicyte ne montre pas de plissement secondaire comme chez Bothriopsides.
- 3°) La syzygie (Pl. XXIII, 4) est latérale au lieu de frontale.
- 4°) Les spores ont une forme cylindro-biconique, mesurant 12 μ x 4 μ en ce qui concerne la seule espèce connue, L. agilis (Pl. XXVII, 4).

PLANCHE XIV bis.

- 1 : Legeria agilis : détail de la partie antérieure d'un céphalin montrant les filaments épiméritiques (x 1 000).
- 2-3 : Bothriopsides graphoderi. 2, céphalin (x 400).
3, détail de l'épimérite (x 1 300).
- 4-5 : Bothriopsides histrio.
4, ventouse d'un jeune sporadin libre (photographie sur le vivant, x 400).
5, sporadins fixés à un fragment d'épithélium intestinal (photographie sur le vivant, x 150).
- 6-7 : Bothriopsides acilii.
6, ventouse d'un sporadin montrant la différenciation du protomérite en trois zones superposées (photographie sur le vivant, x 400).
7, ventouse vue de face montrant le plateau épiméritique à structure rayonnante et la disposition concentrique des trois zones du protomérite (x 400).



11. Genre Bothriopsides Strand 1926.

Bothriopsides histrio (Schneider 1875).

Dans notre publication de 1961, nous avons décrit les variations étonnantes de cette espèce très répandue chez les Dytiscides.

I. Desportes (1963 a) souligne, chez cette espèce, l'importance d'épaississements longitudinaux se superposant à la fine striation épicytaire. Nous avons déjà eu l'occasion de faire une remarque semblable à propos de Leidyana limnophili, mais il semble bien que ce soit chez le genre Bothriopsides que cet aspect est le plus marqué (Pl. XVI, 4). Ces côtes sont d'autant plus développées que les individus sont grêles et l'on peut en déduire qu'elles correspondent à un plissement de l'épicyte qui se réalise grâce aux fibrilles transversales du myocyte dont nous avons précisément montré l'importance chez B. histrio. Cette interprétation peut d'ailleurs trouver une confirmation dans la constatation suivante : les fibrilles transversales font totalement défaut à l'intérieur de la ventouse et les côtes longitudinales viennent se terminer sur le bord extérieur de celle-ci, tandis que les stries épicytaires se poursuivent en convergeant dans la concavité.

Nous préciserons que le diamètre moyen de 30 kystes récoltés dans une larve de Dytiscus marginalis - au niveau du caecum rectal, où ils s'accumulent curieusement - est de 270 μ et que les spores biconiques ventrues mesurent 6,5 μ x 4,5 μ (Pl. XXVII, 8).

Bothriopsides graphoderi (Pl. XVI, 2) Baudoin 1961.

Bothriopsides acilii (Pl. XVI, 3) Baudoin 1961.

Ces deux Grégarines des Dytiscides, trouvées uniquement chez des imagos, simultanément avec B. histrio, ont été décrites dans notre publication de 1961.

En ce qui concerne B. acilii, nous signalions alors l'existence d'un reliquat épiméritique conservé au centre de la ventouse et montrant une structure rayonnante. Il en est bien ainsi, car, selon nos dernières observations, ce reliquat représente le plateau épiméritique sur lequel viennent s'insérer des filaments très nombreux, difficiles à discerner parce qu'ils restent solidaires de débris de la cellule-hôte.

L'épimérite de B. acilii est donc tout à fait semblable à celui de B. graphoderi.

		Bothriopsides agrypniae	Asterophora heerii	Asterophora caliciformis	Pilidiophora fragilis	Faucispora phryganeae
A. pagetana	Bourdouze 31/31	25			12	7
	Bourdouze 15/15	14	14		1	1
A. obsoleta	Chambon 15/16		14			10
	Servière 21/21		17	4		

Les céphalins sont très difficiles à découvrir car leur longueur ne dépasse guère 50 μ et l'épimérite est constitué de filaments courts et peu nombreux (Pl. XV, 1).

Par contre, les sporadins, dont la taille peut atteindre 300 μ , sont différenciés de très bonne heure et il n'est pas rare de voir des petits sporadins de 50 μ avec une large ventouse en forme de coupe (Pl. XV, 2). Le plus souvent, la ventouse est moins bien caractérisée, mais le protomérite reste très déformable. Le septum s'enfonce en coupole dans le protomérite et le noyau ovalaire contient un petit nombre de nucléoles (Pl. XV, 3 et XVI, 4-5).

Nous avons observé des variations analogues du protomérite chez B. histrio, où nous avons reconnu en particulier la ventouse en forme de corolle décrite également chez Dytiscus par Zwetkow qui l'attribue à B. terpsychorella. Ce nom ayant été créé par Ellis pour une Grégarine, mal définie, parasite d'Hydrophilus, nous pensons qu'il n'est pas possible d'identifier, chez les Dytiscides, cette espèce, qui est peut-être synonyme de B. histrio. La forme en corolle de la ventouse ne serait qu'une forme convergente de plusieurs espèces de Bothriopsides.

B. agrypnae est encore remarquable par sa striation longitudinale, faite d'épaississements visibles à un faible grossissement et identique à ceux qui existent chez les autres espèces de Bothriopsides.

Les spores n'ont pas été vues.

Discussion. En l'absence de spores, il était difficile d'attribuer cette espèce à l'un des genres Bothriopsides ou Legeria. Le septum a la même forme en coupole que chez B. graphoderi, B. acilii ou L. agilis. La forme du noyau, qui permet une séparation aisée de B. histrio et de L. agilis, est ici beaucoup moins caractérisée.

Cependant l'existence d'une ventouse différenciée et la faculté pour l'épicyte de se plisser en côtes longitudinales épaisses semblent nous autoriser à placer cette espèce dans le genre Bothriopsides.

Cette espèce nouvelle pourra être distinguée des autres espèces du même genre par une taille plus petite et par un noyau ovalaire contenant un petit nombre de nucléoles (Pl. XVI, 4-5).

Les 4 espèces de Bothriopsides peuvent donc être ainsi séparées :

1°) Epimérite à filaments peu nombreux :

- grands sporadins (500 μ) à noyau allongé : B. histrio
- petits sporadins (250 μ) à noyau ovalaire : B. agrypnae.

2°) Epimérite à filaments très nombreux :

- sporadins à ventouse de type simple : B. graphoderi
- sporadins à ventouse très différenciée : B. acilii.

12. Genre Pomania n. g.

Pomania hovassei (1) n. sp.

C'est la troisième Grégarine hébergée par les larves du Limnophilide Potamophylax nigricornis (38/89). Les trois parasites sont régulièrement représentés dans toutes les stations, ainsi que le montre le tableau suivant :

	<u>Pileocephalus</u> scyphoides	<u>Pomania</u> hovassei	<u>Gregarina</u> fontinalis
Chaufour 53/60	44	29	13
Bouay 13/13	8	3	9
Ceyrat 8/10	6	3	1
Super-Besse 4/6	2	3	1

L'espèce est bien localisée dans l'intestin : tandis que le genre Pileocephalus occupe la portion antérieure de l'intestin moyen, le genre Pomania se cantonne dans la partie postérieure. Sa délimitation est si nette que les céphalins forment comme un anneau à ce niveau.

La densité d'infestation est très grande et les trophozoïtes globuleux restent fixés jusqu'à atteindre 300 μ de long pour 200 μ de large. Ils tapissent la surface de l'intestin et sont parfois si serrés les uns contre les autres que, vu de l'extérieur de l'intestin, leur contour prend la forme polyédrique.

Le céphalin jeune montre une division nette en 3 parties. En effet, un étranglement individualise la portion antérieure du protomérite qui est couverte d'une calotte surmontée d'une pointe aiguë (Pl. XV, 6). Au cours du développement, le bord de cette calotte se différencie en une large couronne finement striée et dont le diamètre atteint fréquemment 70 μ (Pl. XV, 5 et XVII, 3). Il peut arriver que la calotte se retrousse vers le haut et on a

(1) Respectueusement dédiée au Professeur R. Hovasse.

PLANCHE XV.

1 à 3 : Bothriopsides agrypniae.

1 : céphalin (x 800).

2 : jeune sporadin (x 800).

3 : sporadin (x 370).

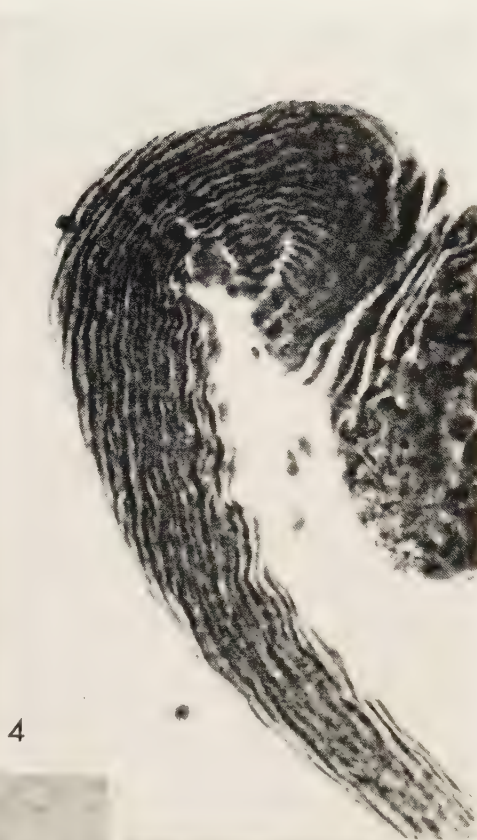
4 : Bothriopsides histrio.

Plissements longitudinaux de l'épicyte d'un sporadin (x 400).

5 - 6 : Pomania hovassei.

5 : céphalin (x 370).

6 : jeune céphalin (x 460).



alors l'aspect d'une cupule (Pl. XVII, 4). D'autres fois, il se constitue un plateau (Pl. XVII, 5). La pointe subsiste longtemps, mais peut être remplacée par une sorte de ventouse, tandis que la couronne, formant une collerette, est encore en place (Pl. XVII, 6). L'épimérite a donc un aspect changeant, mais ses dimensions sont toujours très grandes; le protomérite et le deutomérite, quant à eux, sont globuleux et d'égale importance.

Malgré tous nos efforts, nous n'avons pas réussi, jusqu'à ce jour, à obtenir les spores.

D'une étude électronographique de l'appareil fixateur, en comparaison avec celui d'Asterophora capitata, nous retiendrons essentiellement :

a) le grand développement des villosités de la paroi, formant un engrenage dans la cellule-hôte, qui explique l'extrême solidité de la fixation (Pl. XVIII, 2).

b) l'homologie entre la collerette de grande taille de Pomania et celle que révèle la microscopie électronique chez A. capitata.

c) la présence, chez Pomania, de microfibrilles, dispersées dans le cytoplasme (Pl. XVIII, 2) ou groupées en tractus (Pl. XVIII, 1), et en rapport avec la contractilité de l'épimérite.

d) l'hypertrophie et la lyse de la cellule-hôte, dont le cytoplasme se vacuolise abondamment.

Position systématique. Les variations de l'épimérite évoquent plusieurs genres distincts de Grégarines :

1°) lorsque la calotte se retrousse vers le haut, on a temporairement l'aspect de la cupule du genre Pyxinia.

2°) la forme en plateau à bord denté rappelle l'épimérite décrit par Ashworth et Rettie (1913) pour la Grégarine des Puces d'Oiseaux et nommée, par ces auteurs Steinina rotundata. Mais on peut se demander si cette Grégarine appartient effectivement au genre Steinina, car son épimérite paraît bien éloigné du petit bouton décrit chez Steinina ovalis.

3°) enfin, par l'évolution de son épimérite, notre Grégarine se rapproche beaucoup du Coleorhynchus heros de la Nèpe dont les céphalins âgés possèdent aussi une ventouse surmontant une collerette (Schneider 1886), tandis que les stades jeunes, décrits par Poisson (1939), montrent un épimérite en pointe au-dessus de la collerette. Mais elle s'en distingue par la possession d'un septum qui fait défaut chez le genre Coleorhynchus.

Ainsi, il paraît difficile d'attribuer cette espèce à l'un des genres Pyxinia, Steinina ou Coleorhynchus, qui se distribuent par ailleurs chez des Insectes assez différents.

PLANCHE XVI.

Comparaison des sporadins des différentes espèces de Bothriopsides et de Legeria.

- 1 : B. histrio (x 300).
- 2 : B. graphoderi (x 300).
- 3 : B. acilii (x 200).
- 4-5 : B. agrypniae (x 200).
- 6 : L. agilis (x 300).

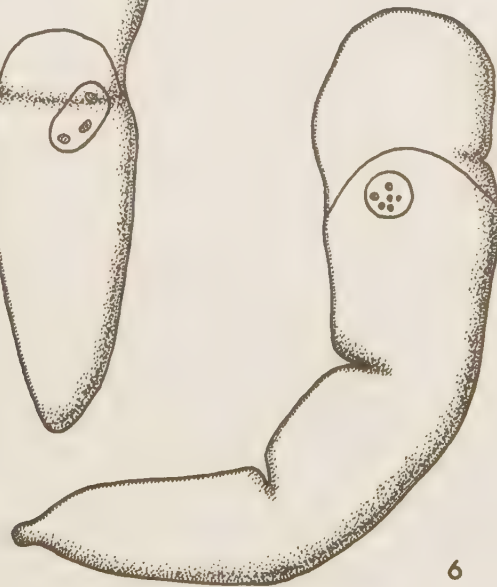
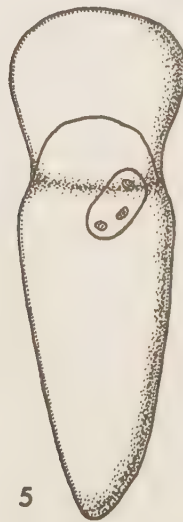
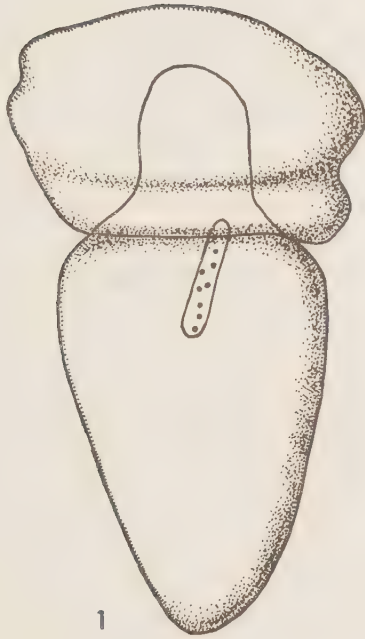


PLANCHE XVII.

Pomania hovassei.

1 à 6 : Différents trophozoïtes montrant les transformations de l'appareil de fixation (x 400).

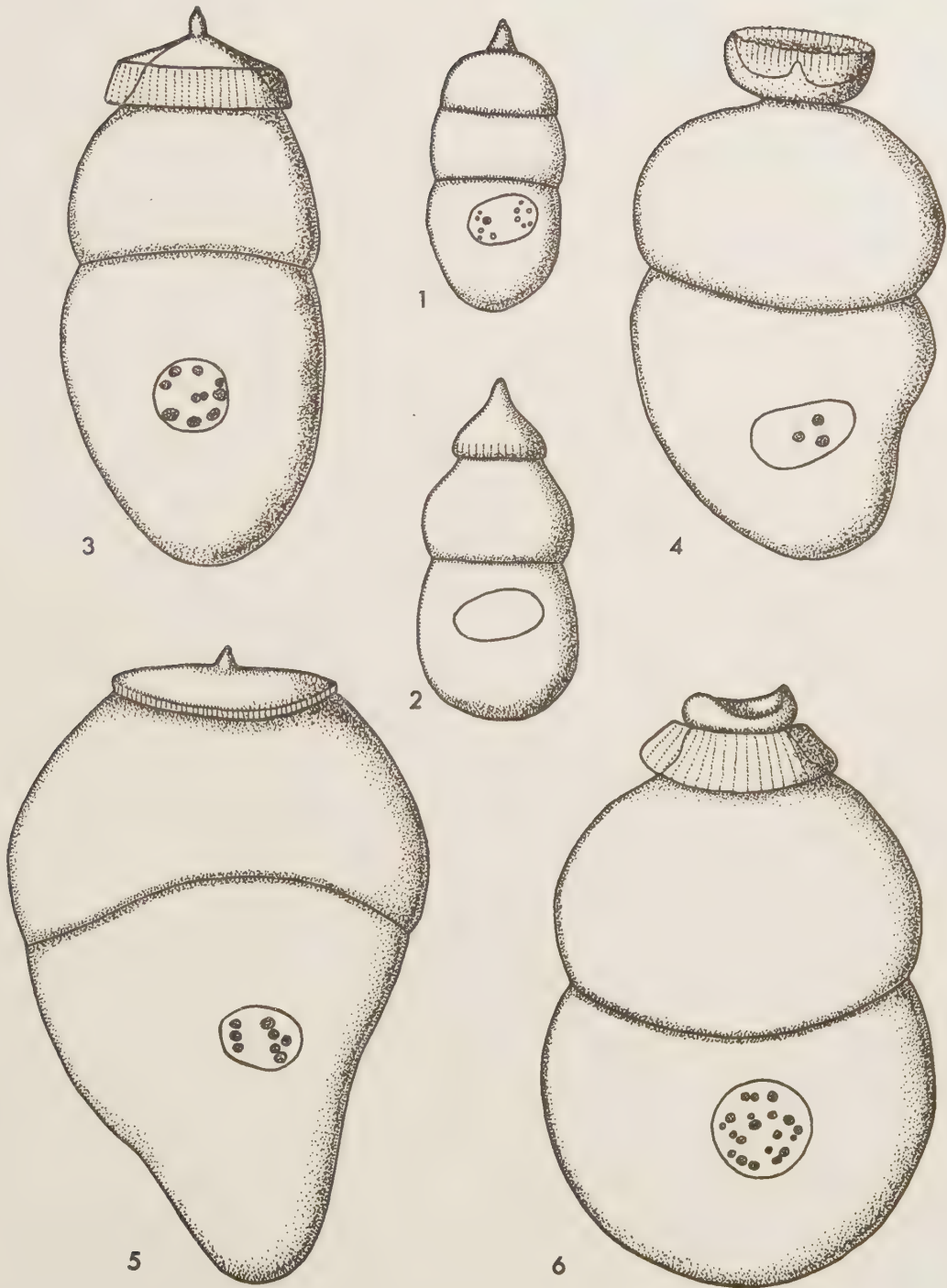
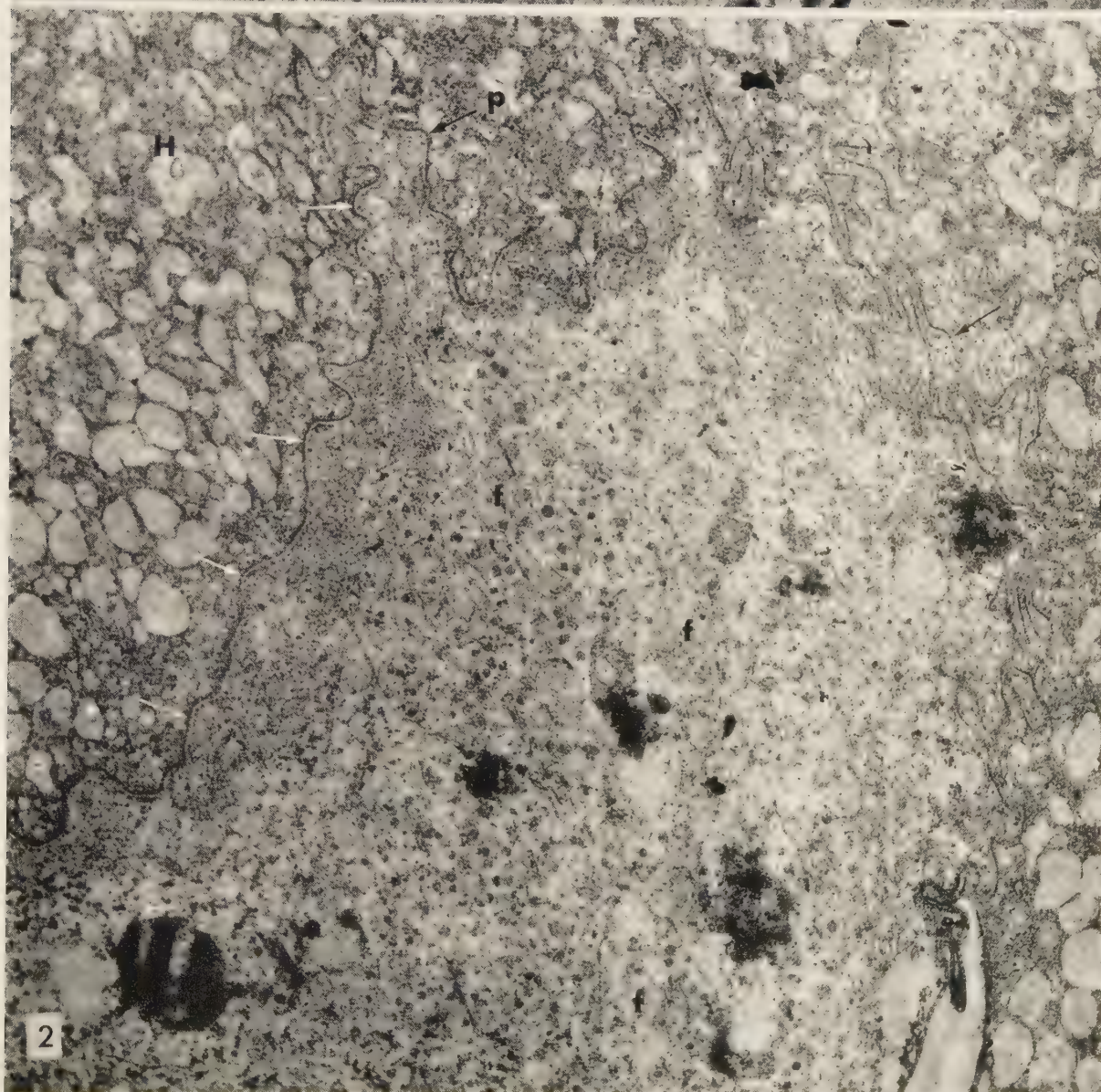


PLANCHE XVIII.

Pomania hovassei : ultrastructure de l'épimérite.

- 1 : Zone de contact entre l'épimérite et la cellule-hôte, montrant le groupement des microfibrilles (f) en tractus (x 5 400).
- 2 : Portion d'épimérite en place dans la cellule-hôte (II), fortement vacuolisée (x 12 000).
La paroi (p) de l'épimérite comporte un système compliqué de villosités.
f : microfibrilles dispersées dans le cytoplasme.



Nous proposons donc de placer cette espèce dans un genre nouveau, le genre Pomania, qui sera ainsi défini :

Pomania, nov. gen.

Genre d'Eugrégarine, de la famille des Actinocephalidae, à septum permanent, et dont l'épimérite est constitué d'une pointe pouvant se transformer en ventouse et d'une calotte coiffant le protomérite à la façon d'un couvercle, ce qui justifie le nom du genre.

Une seule espèce connue : P. hovassei, parasite de la larve de Potamophylax nigricornis (Trichoptère).

La découverte de cette Grégarine nous conduit à faire plusieurs remarques :

1°) En l'absence de septum, Poisson considère la collerette de Coleorhynchus comme correspondant au protomérite.

Notre espèce montre que cette curieuse formation appartient en fait à l'épimérite.

La perte du septum, caractérisant le genre Coleorhynchus, est un phénomène très banal chez les Actinocephalidae des Diptères.

2°) Les genres Pyxinia Hammerschmidt 1838, Coleorhynchus Labbé 1899, Steinina Léger et Duboscq 1904 et Pomania n. g. possèdent des affinités incontestables expliquant les ressemblances qu'ils présentent entre eux à certains stades et les difficultés qu'il y a à les séparer. D'ailleurs, ces affinités ont déjà été remarquées par Léger et Duboscq (1904) en ce qui concerne les genres Pyxinia et Steinina.

Il nous a donc paru logique de créer, pour les 4 genres cités, la sous-famille des Pyxininae qui sera définie par la possession d'un épimérite primaire en pointe susceptible de subir une évolution ultérieure complexe.

3°) Le genre Pomania nous a frappé par l'absence de sporadins. Quelle que soit leur taille, les trophozoïtes sont toujours fixés à l'épithélium intestinal. Mais on peut distinguer deux types de fixation : une fixation primaire par une pointe et une fixation secondaire par une ventouse. L'existence de deux types de fixation suggère un rapprochement avec le genre Bothriopsides pour lequel nous avons été amené (1961) à réviser les notions de céphalin et de sporadin en leur faisant correspondre les deux types de fixation épiméritique et protoméritique. Mais, chez Bothriopsides acilii, les deux types se superposent car le plateau épiméritique subsiste, avec ses filaments, au coeur de la ventouse protoméritique. Il y a donc extension de la fixation par modification du protomérite et il n'est plus possible de caractériser céphalin et sporadin par trophozoïte pourvu ou non d'un épimérite.

Le cas de Pomania est assez comparable, mais, cette fois, la ventouse, au lieu de se constituer aux dépens du protomérîte, semble correspondre à une modification de l'épimérîte.

Ces exemples montrent donc que le développement des Grégariïnes ne s'effectue pas selon un mode uniforme et que, chez un certain nombre de Grégariïnes hautement spécialisées, le stade sporadin ne peut plus être identifié.

C) Pseudomonocystidées coelomiques.

C'est sous la désignation de Pseudomonocystidées que Grassé (1953) place les formes coelomiques des Insectes. Les deux formes observées chez les Dytiques et les Phryganes montrent un cycle identique, avec trophozoïtes chez les larves, et kystes mûrs chez les imagos. Nous y avons donc reconnu des espèces particulières appartenant, par leurs spores, à deux genres différents.

1. Genre Faucispora n. g.

Faucispora phryganeae (Berg von Emme 1913).

Les stades végétatifs ont été trouvés chez des larves de Phryganeidae provenant du lac Bourdouze ou du lac Chambon (Agrypnia pagetana, A. obsoleta, Phryganea striata). Les larves récoltées au lac Servièvre en étaient dépourvues.

Ces stades se présentent sous forme de sphères de 100 à 800 μ de diamètre appendues à la surface extérieure de l'intestin par un sac consistant en une membrane lâche, ainsi que cela a été décrit en particulier par Kunstler (1887) chez Diplocystis schneideri. Chaque sphère correspond à une seule cellule avec noyau sphérique à plusieurs nucléoles qui s'organisent en chapelet chez les formes les plus grosses. Il importe de souligner que, contrairement à l'affirmation de Léger (1892), la présence des formes coelomiques chez les larves n'est nullement liée à une époque voisine de la nymphose, car ces formes ont pu être observées très souvent chez des larvules.

Des kystes mûrs avec spores ont été trouvés chez un imago de Phryganea striata. Les spores que Léger voulait identifier aux spores intestinales de Pileocephalus heerii (= Asterophora heerii), en diffèrent totalement par leur taille - elles mesurent 28 μ x 9 μ - et par leur forme (Pl. XXVII. 9). L'endospore est ellipsoïde tandis que l'épispore est distendue aux deux pôles pour former des goulots fermés par un petit clapet. Cette configuration très spéciale correspond pleinement au dessin de Dogiel (1909).

Il faut ajouter que la sporulation est déterminée par la métamorphose de l'hôte, ainsi que l'a déjà montré Fedorowa.

Discussion. Cette Grégarine ne peut appartenir au genre Diplocystis pour deux raisons :

1°) elle ne présente pas d'association permanente caractérisant le genre Diplocystis, la syzygie n'intervenant qu'à une époque proche de la nymphose. d'après Fedorowa.

2°) les spores des Diplocystis parasitant les Orthoptéroïdes (Blattides-Gryllides-Termite) sont ovalaires ou doliformes avec des dimensions de l'ordre de 8 μ .

Au contraire, les spores coelomiques des Phryganes, de dimensions exceptionnelles, ont une configuration bien différente, évoquant, tant par la forme que par la taille, les spores des Monocystidae.

Nous proposons donc de placer cette espèce dans un genre nouveau, le genre Faucispora, dont la spore à goulots polaires représente le seul stade caractéristique.

2. Genre Spinispora n. g.

Spinispora dytisci n. sp.

Dans notre publication de 1961, étudiant les formes coelomiques des larves et imagos de Dytiscus marginalis, nous avons conclu qu'elles devaient représenter une espèce particulière, mais que nous n'avions pas nommée.

Le cycle de cette espèce est très comparable à celui de l'espèce des Phryganes : les stades trophiques se rencontrent chez les larves et les kystes mûrs chez les imagos; c'est la nymphose qui détermine la sporulation.

L'espèce est endémique : nous ne l'avons rencontrée qu'à l'Estivadou. C'est une espèce spécifique du genre Dytiscus. Les autres Dytiscides récoltés à l'Estivadou en sont dépourvus et le signalement de Blunck (1923) se rapporte à D. semisulcatus.

Le genre peut être caractérisé par ses spores : fusiformes et mesurant 13 μ x 5,5 μ , elles présentent la particularité d'être couvertes d'épines sur toute leur surface - ce qui est bien différent des types fournis par les Acanthosporinae (Pl. XXVII, 10). Nous proposons donc, pour ce genre nouveau, le nom de Spinispora.

Discussion sur les formes coelomiques.

Nous avons déjà évoqué le problème des formes coelomiques dans notre publication de 1961 à propos de la forme présentée par le genre Dytiscus et nous avons conclu à l'autonomie de cette espèce.

Cette conclusion est contraire à l'opinion de Léger (1892) selon laquelle les formes coelomiques ne seraient que des formes particulières intestinales - le passage dans le coelome s'effectuant au moment de la métamorphose - et cette théorie s'appuyait en particulier sur ses observations concernant les Phryganes.

L'étude que nous avons pu faire de ces mêmes Insectes nous permet de dire que Léger a introduit une double erreur :

1°) les formes coelomiques n'existent pas uniquement chez des larves proches de la nymphose, mais à tous les stades larvaires, y compris les larvules. Par conséquent, l'idée du passage au moment de la nymphose est fausse.

2°) comparant les spores de la Grégarine intestinale (Asterophora heerii) avec celles des kystes coelomiques, Léger leur trouvait la même forme générale, indiquant seulement que les dernières sont toujours beaucoup plus grosses que les spores normales. Mais il ne donnait pas les dimensions de ces deux types de spores. Or les deux spores en question ne présentent aucun point commun ni par leur forme, ni par leur taille.

Nous pouvons donc dire que dans les deux cas observés, celui du genre Dytiscus et celui des Phryganeidae, nous avons affaire à des espèces autonomes, purement coelomiques, aux spores très caractéristiques sans rapport avec les espèces intestinales. Dans les deux cas, les hôtes sont des Insectes holométaboles et la métamorphose détermine la sporulation.

Notre conclusion, quant à l'autonomie des espèces coelomiques, est également celle de Cuénot (1901) et d'I. Desportes (1963 b), à propos d'espèces du genre Diplocystis des Gryllides et des Termites.

Nous nous garderons de l'étendre à l'ensemble des Pseudomonocystidées coelomiques, puisque, dans bien des cas, les stades végétatifs sont inconnus.

III - CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES.

A) Morphologie et biologie.

Les nombreuses espèces étudiées nous ont permis d'observer une assez grande variété dans les principaux stades des cycles biologiques.

1°) Diversité des épimériles (Pl. XIX à XXII).

La transposition à la même échelle des différents épimériles permet de mieux apprécier la diversité des types morphologiques de fixation.

Six types principaux peuvent être distingués :

- appendice simple, en rostre, en bouton ou en chapeau conique (Gregarina (Pl. 1, 1-4) - Leidyana - Gemmicephalus - Globulocephalus - Pileocephalus (Pl. XIX).
- type dérivé du précédent par formation d'une couronne basale (Discorhynchus - Asterophora) (Pl. XX et XXI).
- plateau porteur de filaments (Bothriopsides (Pl. XV, 1), Legeria).
- appendice en pointe, accompagné d'une calotte surmontant le protomérîte (Pomania) (Pl. XXII, 8-9).
- appendice porteur de crochets (Ancyrophora - Hoplorhynchus) (Pl. XXII, 1 et 4 à 7).
- appendice porteur d'épines (Geniorhynchus) (Pl. XXII, 2-3).

Mais tout un éventail de possibilités morphologiques peut se présenter à l'intérieur d'un même genre, ainsi que le montre le genre Asterophora. Les 3 espèces A. heerii, A. mucronata et A. capitata constituent un premier type à pileus dominant et diamérîte long.

Chez A. caliciformis et A. pachyderma, l'épimérîte a constamment la forme d'une couronne.

Chez A. cordiformis et A. cupressiformis, la base de l'épimérîte se développe autour du diamérîte en un bourrelet circulaire ou même un véritable manchon. celui-ci étant découpé en digitations chez A. tiaroides.

En microscopie électronique, nos études d'épimérîtes, bien que limitées, nous permettent cependant d'opposer deux types d'ultrastructure en rapport avec des modalités de fonctionnement différentes :

- Chez A. capitata, nous observons la grande abondance des éléments cellulaires tels que mitochondries et ergastoplasme ainsi que l'apparition de produits d'élaboration : inclusions classiques de paraglycogène et granules contrastés; la cellule-hôte ne montre pourtant pas de modification de structure.
- Au contraire, chez Pomania, la cellule-hôte est complètement transformée par vacuolisation de son cytoplasme, tandis que l'épimérîte contractile est riche en microfibrilles.

2 °) Syzygies.

Chez les Gregarinidae, Théodoridès (1955) a montré que l'on devait distinguer l'association, qui est une union précoce, de la syzygie qui est l'union précédant la formation du kyste.

PLANCHE XIX.

Différents épimérites à la même échelle (x 750), exceptée la photo 10 (x 1 500).

- 1 : Leidyana gryllorum.
- 2 : L. _____ tinei.
- 3 : Gemmicephalus mutabilis.
- 4 : Globulocephalus hydropsyches.
- 5 : Pileocephalus sinensis.
- 6 : P. _____ glyphotaelii.
- 7 : P. _____ lanceatus.
- 8 : P. _____ scyphoides.
- 9-10: Pilidiophora fragilis.

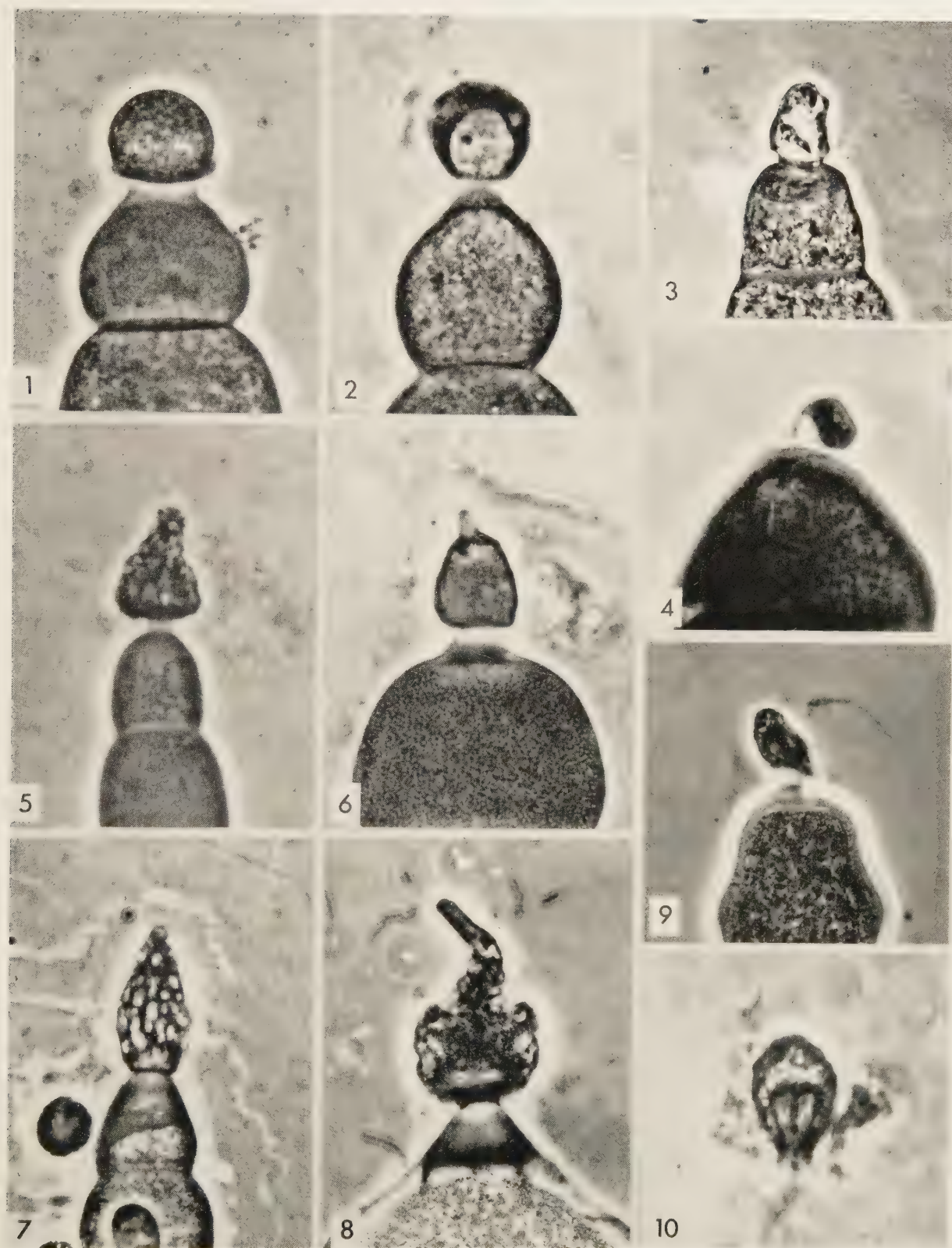


PLANCHE XX.

Epimériles d'Asterophora, à la même échelle (x 750).

1 à 4 : A. heerii.

5 - 6 : A. caliciformis.

7 à 9 : A. cordiformis.

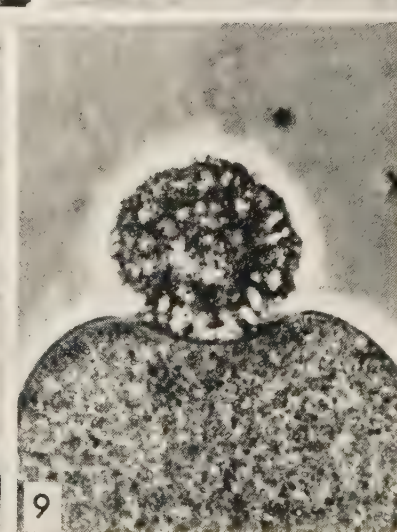
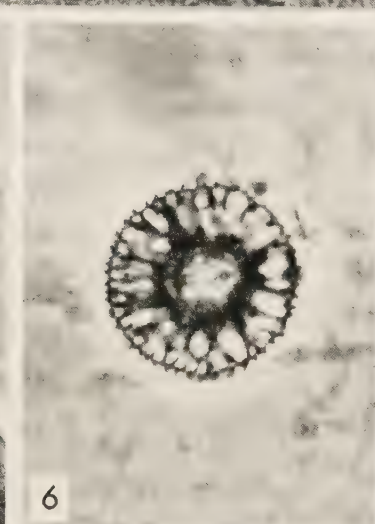
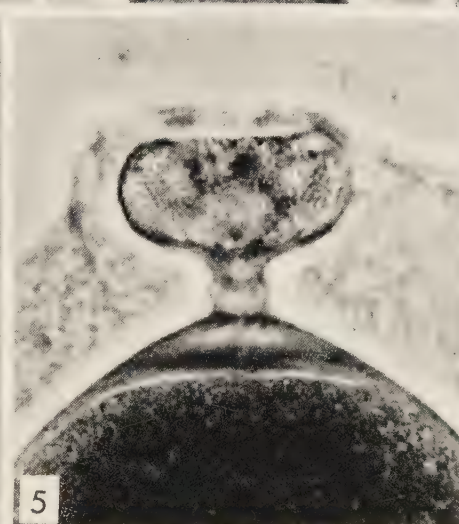
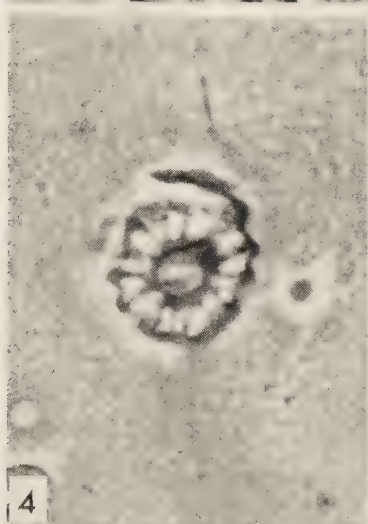
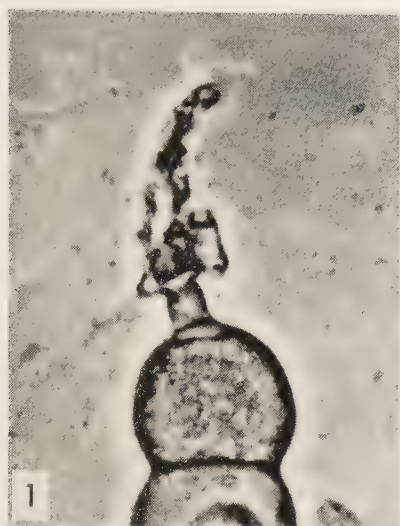


PLANCHE XXI.

Epimériles d'Asterophora et de Discorhynchus, à la même échelle
(x 750).

- 1 à 3 : A. pachydera.
- 4 : A. mucronata.
- 5 : A. capitata.
- 6 : A. cupressiformis.
- 7 : A. tiaroides.
- 8 - 9 : D. truncatus.

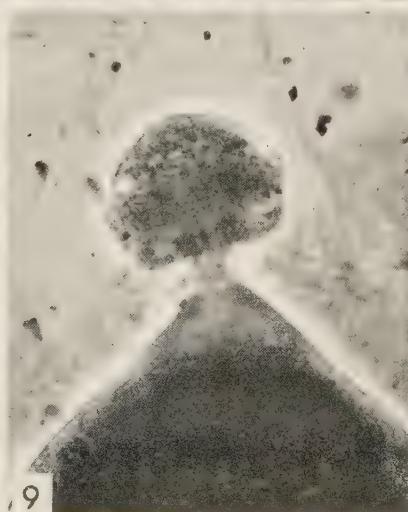
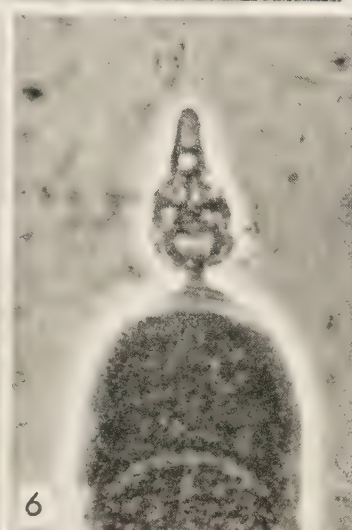
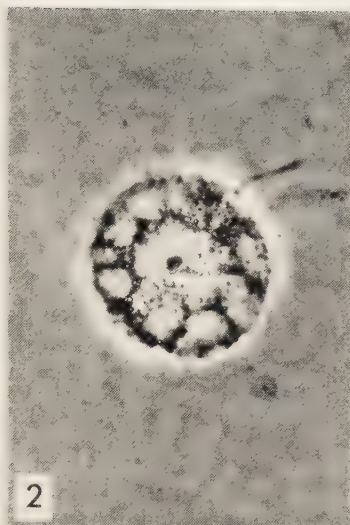
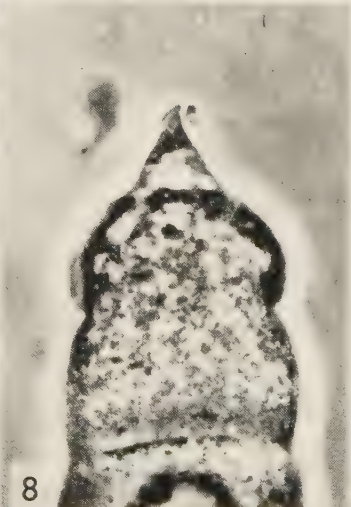
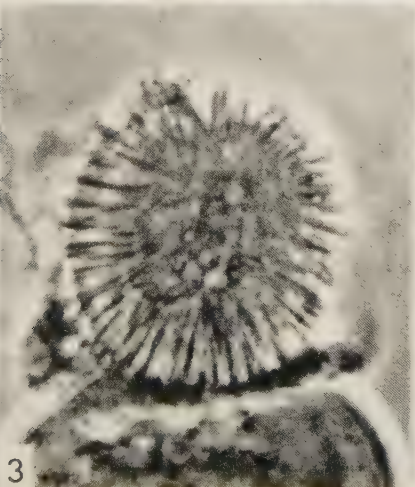
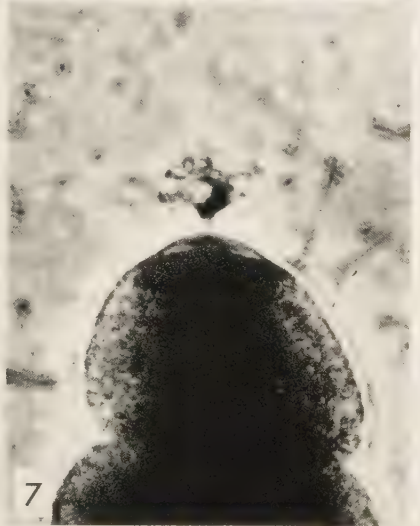
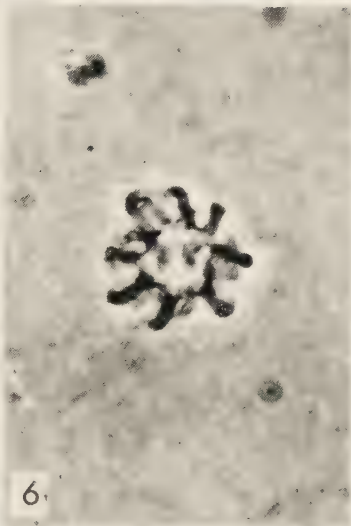
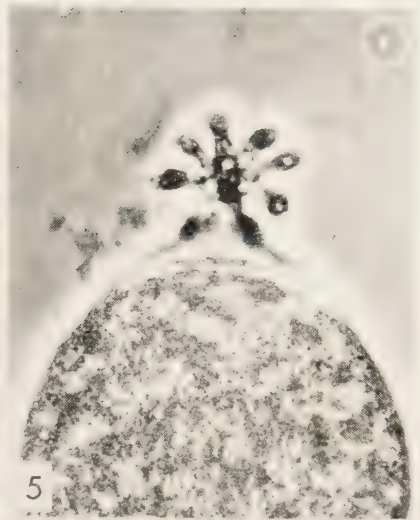
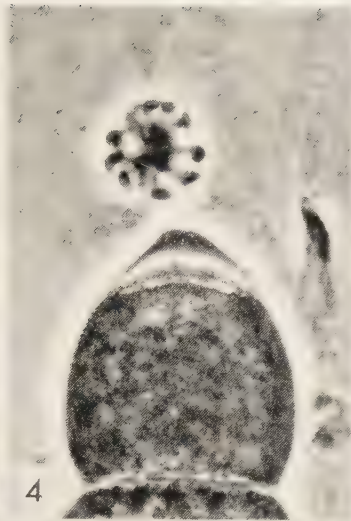


PLANCHE XXII.

Différents épimériles, à la même échelle (x 750).

- 1 : Hoplorhynchus oligacanthus.
- 2 - 3 : Geniorhynchus aeschnae.
- 4 : Ancyrophora sp. 1.
- 5 : A. octacantha.
- 6 - 7 : A. puytoraci.
- 8 - 9 : Pomania hovassei.



L'association des Gregarinidae est fronto-caudale, mais, au moment de la formation du kyste, les individus se recourbent et se placent en position tête-bêche (Pl. II, 2). C'est ce qui est bien figuré par Watson (1916) chez Gregarina rigida ou par Théodoridès (1955) chez G. munieri.

Mais il n'est pas certain qu'il en soit toujours ainsi : nous avons observé en effet, chez L. gryllorum, une syzygie dans laquelle les conjugants présentaient un tassement polaire très marqué (Pl. II, 3), et le kyste pourrait alors se former de la même façon que chez Gregarina compressa Ormières (1966).

En ce qui concerne les Actinocephalidae, on admet généralement que la syzygie est frontale, mais en réalité il est possible de reconnaître deux modalités différentes.

La syzygie véritablement frontale n'est pas la plus fréquente : nous l'avons observée chez Bothriopsides histrio et Asterophora cordiformis (Pl. XXIII, 1-2). Dans ces deux exemples les individus s'accolent par leurs protomérites; le kyste va se former par tassement polaire et une coupe de kyste permet de reconnaître l'emplacement des protomérites en position centrale.

Mais, dans la plupart des cas, chez Legeria agilis, Pileocephalus glyphotaelii, Hoplorhynchus oligacanthus et Ancyrophora puytoraci, nous avons observé une syzygie que l'on peut rattacher au type latéral (Pl. XXIII, 3 à 6).

Dans ces exemples, en effet, les conjugants sont placés l'un à côté de l'autre et s'accolent, soit par leurs protomérites, soit sur toute leur longueur, et l'on doit rejeter l'idée qu'il s'agit d'un artefact en raison de l'observation répétée de cette disposition sur plusieurs espèces différentes. Du reste, une figure très semblable a été donnée, par Tuzet et Théodoridès (1951), à propos d'Actinocephalus licini. On peut supposer que c'est dans tous les cas le même processus débutant par les protomérites, processus déjà observé par Léger et Duboscq (1904) à propos de Steinina ovalis. En définitive, le kyste montre deux gamontes accolés latéralement avec des protomérites rejetés sur le côté.

La durée de la syzygie est variable selon les espèces. Elle est particulièrement longue chez Bothriopsides histrio, beaucoup plus brève chez les autres Actinocephalidae étudiées, ce qui explique, dans ces cas, la difficulté de leur observation.

Alors que généralement il est possible de trouver des kystes à n'importe quel moment de la vie larvaire, dans quelques cas particuliers, c'est la métamorphose de l'Insecte qui paraît déclencher la sexualité. Ainsi, chez Asterophora cupressiformis, des kystes n'ont pu être récoltés qu'au début de la nymphose de l'hôte. C'est peut-être pour la même raison que nous n'avons pu observer de kystes de Pomania à aucun des stades larvaires de l'Insecte.

PLANCHE XXIII.

Syzygies d'Actinocephalidae.

1 - 2 : Syzygies frontales.

1 : Bothriopsides histrio (x 250).

2 : Asterophora cordiformis (x 200).

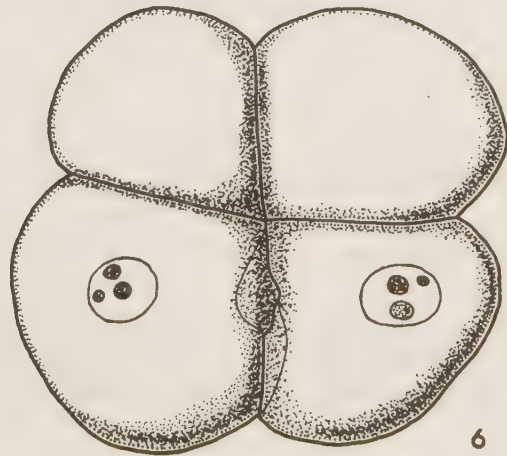
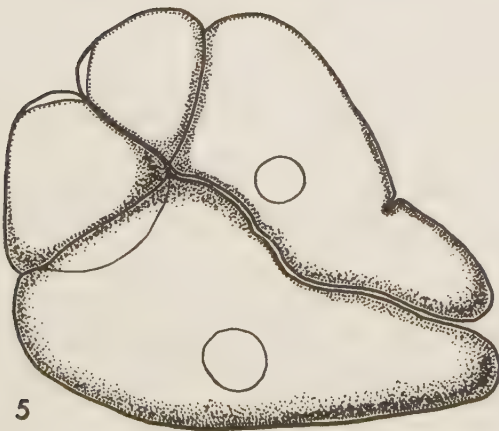
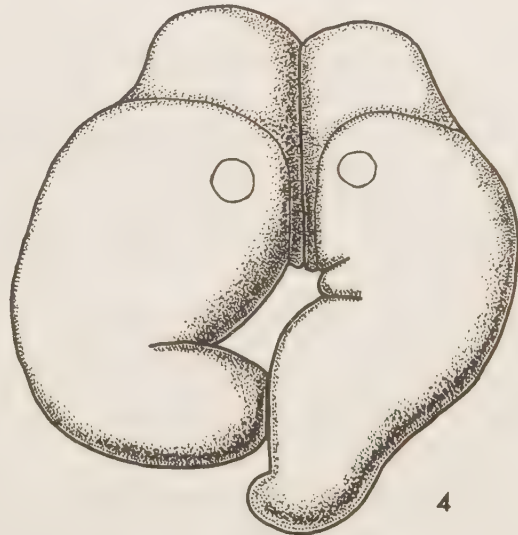
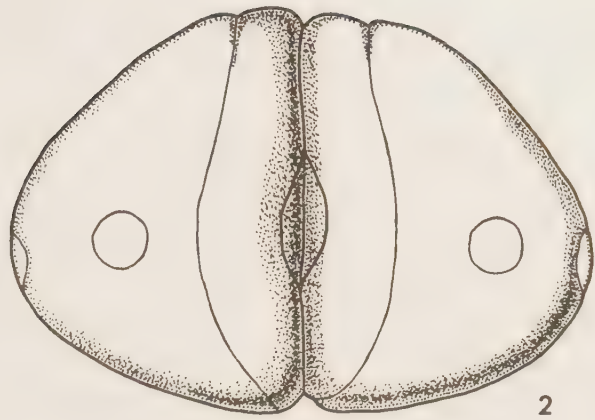
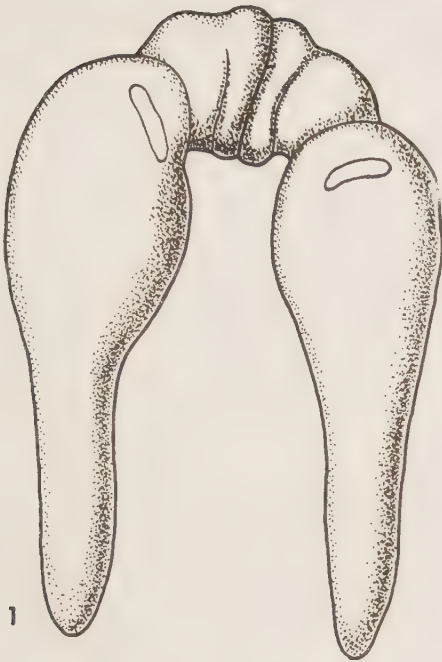
3 à 6 : Syzygies latérales.

3 : Hoplorhynchus oligacanthus (x 400).

4 : Legeria agilis (x 250).

5 : Ancyrophora puytoraci (x 320).

6 : Pileocephalus glyphotaelii (x 400).



Ce phénomène est très net en ce qui concerne les Grégarines coelomiques, puisque les larves de Dytiscus et de Phryganéides n'hébergent que des trophozoïtes tandis que les kystes contenant les spores se rencontrent chez les imagos.

3 °) Déhiscence des kystes.

Chez les Gregarinidae, il paraît possible d'opposer deux types de déhiscence par sporoductes :

a) le premier type s'observe chez Gamocystis tenax, Gregarina ovata, Leidyana gryllorum.

- Les kystes ne présentent pas de polarité définie puisque les sporoductes se forment sur toute leur surface (Pl. XXIV, 4).
- Les sporoductes courts ne traversent souvent que la couche striée de la gangue. Ils sont larges à la base mais leur diamètre intérieur ne livre passage qu'à une seule file de spores : c'est ce qui a été décrit avec précision par Schnitzler chez G. ovata et que nous avons observé aussi chez L. gryllorum (Pl. XXIV, 6).
- Enfin les spores sont fréquemment retenues en amas au débouché des sporoductes par la couche gélatineuse de la gangue (Pl. XXIV, 5).

b) un deuxième type a pu être mis en évidence chez Gregarina oviceps, G. limnophili, G. sericostomae.

- Les kystes ont une polarité définie puisque les sporoductes ne se forment qu'en un pôle déterminé.
- Les sporoductes longs traversent les deux couches de la gangue (Pl. XXIV, 1). Leur conformation est différente du type précédent car leur diamètre va en se rétrécissant vers l'extrémité distale et les spores ne paraissent s'organiser en chapelet qu'à cette extrémité (Pl. XXIV, 3).

Nos observations correspondent à celles de Corbel (1964 a), pour Gregarina davini (= G. oviceps), qui figure les spores d'abord en plusieurs rangées, puis en une seule à la pointe du sporoducte.

Obata donne une figure semblable à propos d'une Grégarine parasite de Blattides, ce qui prouve bien que tous les sporoductes ne correspondent pas au type décrit par Schnitzler.

Le temps de maturation varie de 2 à 4 jours, mais il peut atteindre 6 jours chez G. oviceps - cette longue période se justifiant par l'élaboration de plusieurs longs sporoductes.

Chez les Actinocephalidae, la déhiscence des kystes s'effectue par simple rupture. La durée de maturation est généralement de 3 ou 4 jours, mais ce temps est beaucoup plus long chez les Acanthosporinae, ainsi que l'avait déjà noté Léger (10 à 20 jours).

Enfin les Grégarines coelomiques, que nous avons observées, possèdent des kystes mûrs à l'intérieur du coelome des imagos mais ces kystes ne sont jamais déhiscent; ils ne possèdent pas de gangue, à l'inverse des kystes intestinaux, mais une enveloppe résistante, et la libération des spores se fait sans doute, comme celle des kystes, par cannibalisme. Au cours d'essais infructueux d'infestations expérimentales, nous avons vu des larves d'Agrypnia obsoleta dévorer avec avidité, de gros kystes coelomiques pleins de spores et provenant d'imagos de Phryganea striata.

4 °) Diversité des spores (Pl. XXV à XXVII).

Les dessins sommaires, que l'on donne habituellement des spores, ne permettent pas de juger de leur diversité. Ainsi celles-ci sont qualifiées de biconiques en ce qui concerne les Actinocephalidae et aucune différence morphologique n'apparaît d'un genre à un autre. L'utilisation exclusive de documents photographiques au même grandissement montre les spores de Grégarines sous un aspect parfois entièrement nouveau et met en relief des détails négligés par le dessin.

Les spores sont cylindriques chez Gamocystis tenax (Pl. XXV, 5). Les spores doliformes des espèces de Gregarina observées ont des dimensions variant de 4.5 μ (G. oviceps, Pl. XXV, 3) à 16 μ (G. ovata, Pl. XXV, 4). La même forme en tonnelet existe chez Leidyana grvllorum et L. tinei. Mais chez L. limnophili (Pl. XXV, 10), les spores sont ovalaires comme chez Gregarina longa Léger 1892 et G. quenui Tuzet et Ormières 1963. On peut donc se demander si le genre Hirmocystis, caractérisé par ses spores ovalaires, mérite bien d'être placé dans une famille distincte des Gregarinidae.

Les spores ellipsoïdes à goulots polaires nous ont permis de définir le genre Faucispora (Pl. XXVII, 9).

Les spores en croissant caractérisent les Menosporinae (Pl. XXVII, 7). Des spores épineuses ont été trouvées chez Ancyrophora (Pl. XXVII, 5-6) et Spinispora (Pl. XXVII, 10).

Mais la plupart des Actinocephalidae montrent des spores lisses biconiques ou cylindro-biconiques.

Ces spores sont sans mucrons chez Gemmicephalus (Pl. XXVII, 3) et Globulocephalus (Pl. XXVII, 2). Elles possèdent des mucrons polaires avec une forme ventrue chez Bothriopsides (Pl. XXVII, 8) et Pileocephalus (Pl. XXVI,

PLANCHE XXIV.

Déhiscence des kystes chez les Gregarinidae.

- 1 : Gregarina oviceps (x 250).
- 2 : G. limnophili (x 360).
- 3 : G. sericostomae, détail d'un sporoducte (x 500).
- 4 : Gamocystis tenax (x 100).
- 5 : id., détail d'un sporoducte (x 250).
- 6 : Leidyana gryllorum, détail d'un sporoducte (x 600).

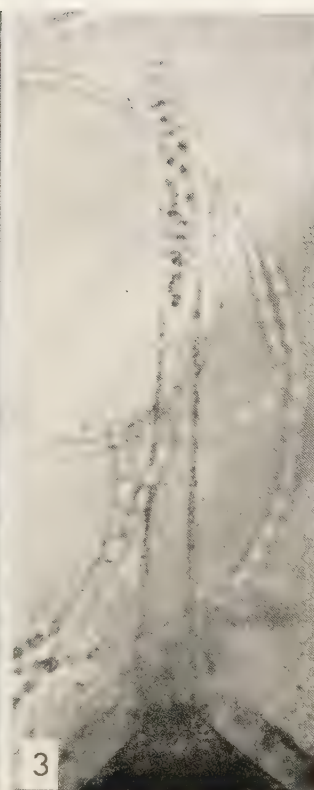
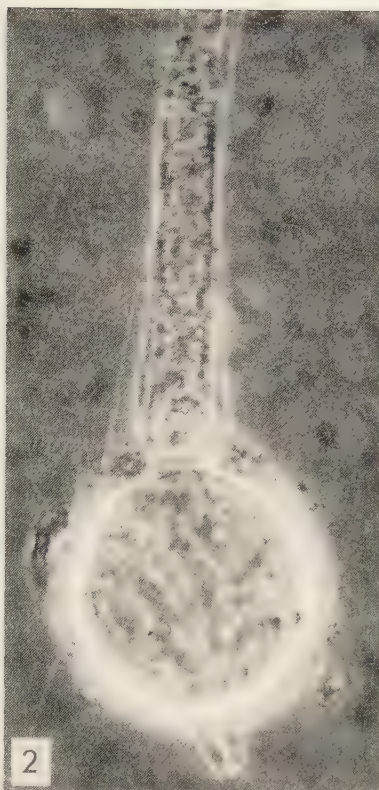
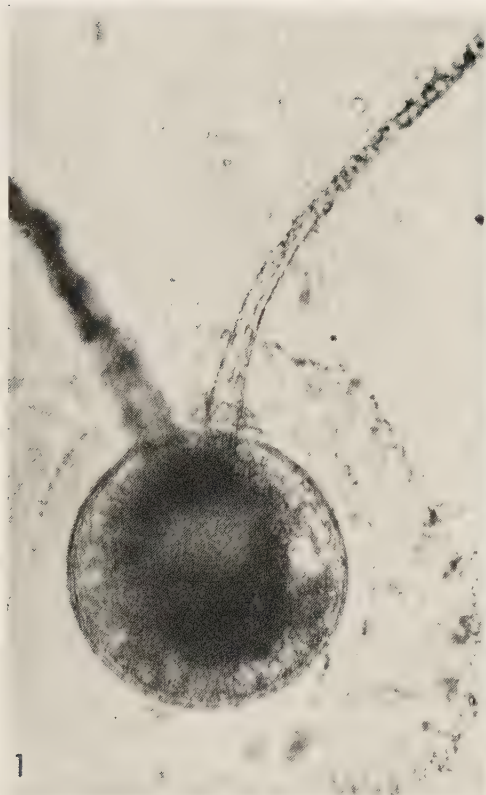


PLANCHE XXV.

Spores de Gregarinidae, à la même échelle (x 1 850).

- 1 : Gregarina limnophili.
- 2 : G. _____ sericostomae.
- 3 : G. _____ oviceps.
- 4 : G. _____ ovata.
- 5 : Gamocystis tenax.
- 6 : id.. spores déhiscentes.
- 7 : Leidyana gryllorum.
- 8 : id.. spores déhiscentes.
- 9 : L. tinei.
- 10 : L. limnophili.

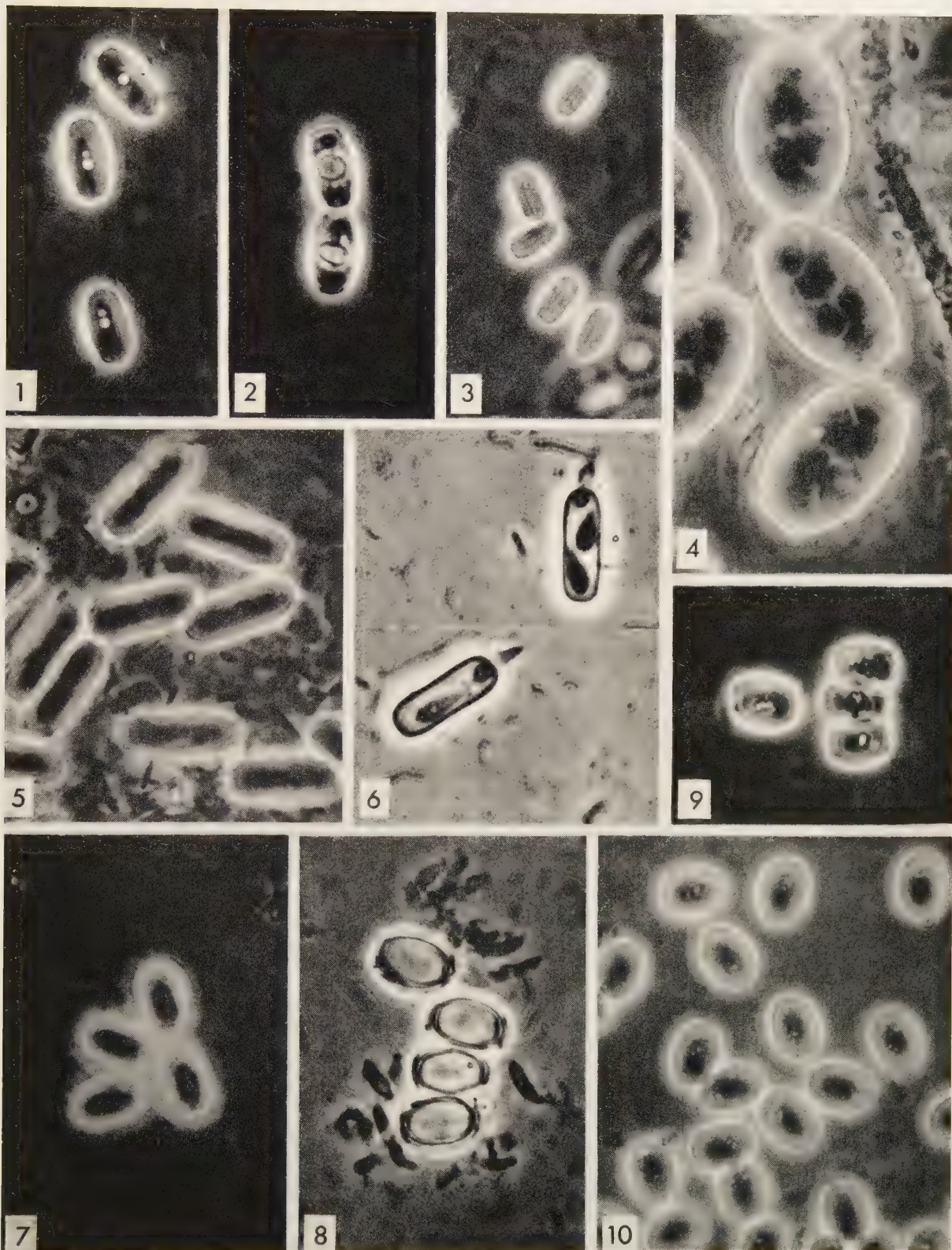


PLANCHE XXVI.

Spores de Pileocephalus et d'Asterophora , à la même échelle (x 1 850).

1 : P. sinensis.

2 : P. glyphotaelii.

3 : P. lanceatus.

4 : P. scyphoides.

5 : A. heerii.

6 : A. cordiformis.

7 : A. tiaroides.

8 : A. mucronata.

9 : A. capitata.

10 : A. cupressiformis.

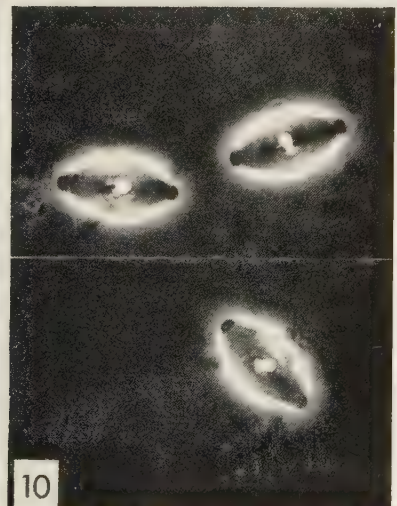
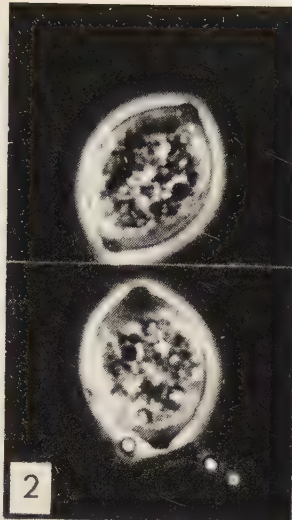
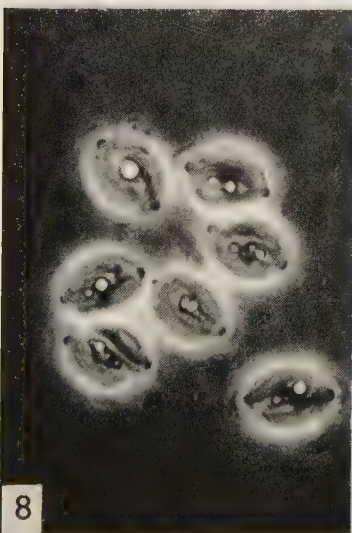
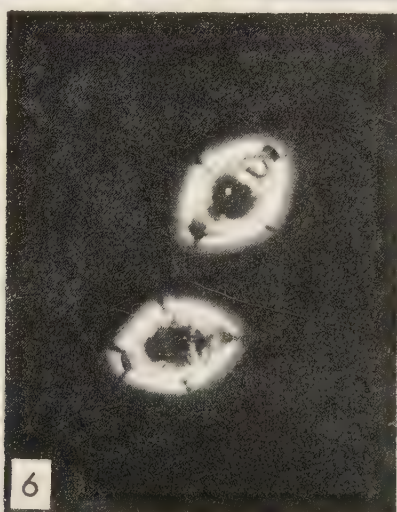
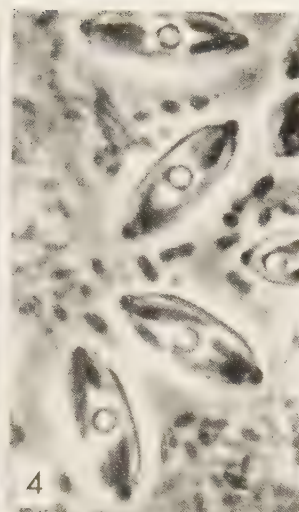
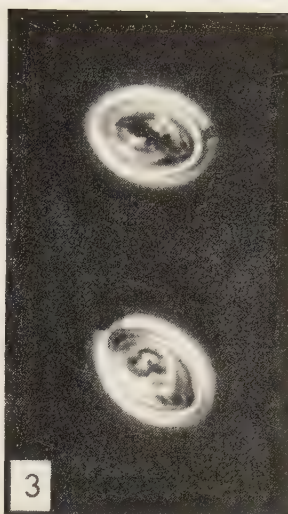
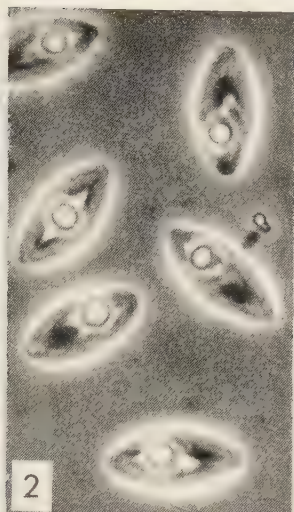
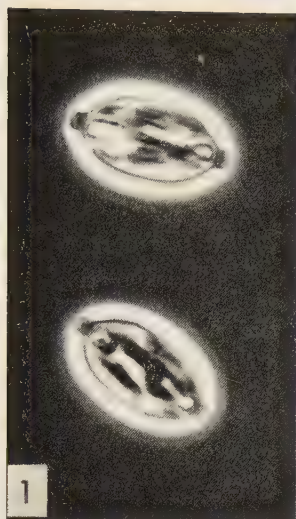


PLANCHE XXVII.

Différentes spores, à la même échelle (x 1 850).

- 1 : Geniorhynchus aescnae.
- 2 : Globulocephalus hydropsyches.
- 3 : Gemmicephalus mutabilis.
- 4 : Legeria agilis.
- 5 : Ancyrophora octacantha.
- 6 : A. puytoraci.
- 7 : Hoplorhynchus oligacanthus.
- 8 : Bothriopsides histrio.
- 9 : Faucispora phryganeae.
- 10 : Spinispora dytisci.



1 à 4), ou bien allongée chez Legeria (Pl. XXVII, 4), Asterophora (Pl. XXVI, 5 à 10) et Geniorhynchus (Pl. XXVII, 1). A chaque genre correspond une forme bien déterminée, avec des dimensions généralement différentes selon les espèces : c'est pourquoi la connaissance de la spore est d'un grand intérêt en systématique.

B) Essai de systématique et de phylogénie.

La famille des Actinocephalidae, dans laquelle Grassé (1953) inclut les sous-familles des Acanthosporinae et des Menosporinae, que Léger avait élevées au rang de famille, peut être subdivisée au moins en 5 sous-familles :

1. Pileocephalinae Labbé 1899.
2. Actinocephalinae Labbé 1899.
3. Pyxiniinae nov. subf.
4. Acanthosporinae Léger 1892.
5. Menosporinae Léger 1892.

Les Pileocephalinae forment un groupe homogène, caractérisé par un épimérite globuleux et des spores biconiques lisses. Aux deux genres Pileocephalus et Discorhynchus, placés par Labbé dans cette sous-famille, on peut ajouter les genres Gemmicephalus et Globulocephalus. Le genre Asterophora avait été rangé par Labbé parmi les Actinocephalinae; l'étude des stades jeunes montre qu'il appartient aux Pileocephalinae.

Nous avons pu individualiser la sous-famille des Pyxiniinae pour un certain nombre de genres caractérisés par un épimérite primaire en pointe subissant une évolution secondaire complexe. Il s'agit des genres Pyxinia, Coleorhynchus, Steinina et Pomania.

Les Menosporinae sont bien définis par leurs spores en croissant,

Par contre, les deux autres sous-familles, Actinocephalinae et Acanthosporinae, sont beaucoup moins homogènes et devront certainement être révisées.

C'est ainsi que, parmi les Actinocephalinae, prennent place les genres Bothriopsides et Legeria, dont l'épimérite comporte des filaments, et le genre Geniorhynchus dont l'épimérite est constitué d'un appendice porteur d'épines. Tous ces genres ont peu de rapport avec le genre Actinocephalus qui est le genre type des Actinocephalinae.

De même, les Acanthosporinae groupent des genres à spores épineuses mais dont les épimérites sont de types très différents.

La sous-famille des Pileocephalinae étant abondamment représentée chez les Trichoptères, c'est elle que nous avons eu la possibilité de connaître le mieux. L'étude des stades jeunes, en corrélation avec celle des spores, nous a donc donné l'idée de rechercher l'évolution possible de ce groupe.

1 °) Le genre Gemmicephalus paraît être le plus primitif, tant par son épimérite que par sa spore qui sont assez proches, l'un et l'autre, des formes présentées par les Gregarinidae.

2 °) Le genre Globulocephalus est très voisin du genre Gemmicephalus par son épimérite en bouton et par sa spore dépourvue de mucrons, mais il s'en sépare nettement par l'acquisition du stade intracellulaire.

3 °) Le développement de l'épimérite et l'apparition, chez les spores, de mucrons polaires nous conduisent au genre Pileocephalus.

Notons qu'une évolution parallèle de l'épimérite existe chez le genre Gregarina, puisque G. blaberae et G. bergi ont un épimérite en bonnet phrygien comme on en trouve dans le genre Pileocephalus.

4 °) La différenciation d'un col et la réduction du diamètre de la spore sont les caractères essentiels qui permettent de séparer le genre Asterophora du genre Pileocephalus.

5 °) De la même façon, le genre Discorhynchus paraît dériver du genre Pileocephalus par formation d'un col et développement de la partie inférieure de l'épimérite.

6 °) Quant au genre Pilidiophora, ses stades jeunes semblent indiquer une filiation directe avec le genre Gemmicephalus.

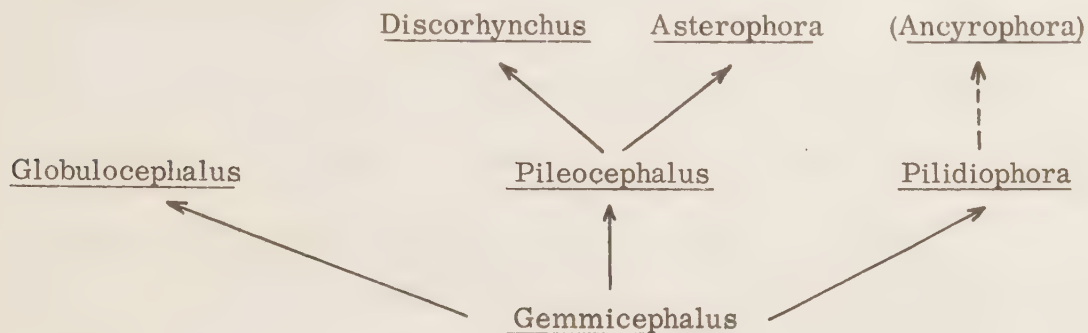
Il est permis de concevoir une telle évolution puisque tous les genres cités ne se rencontrent que chez les Trichoptères.

Mais le genre Gemmicephalus, en raison de son caractère primitif, a pu se diversifier dans des groupes d'Insectes différents. On comprendrait ainsi la présence d'une deuxième espèce correspondant à "Pileocephalus striatus", chez des larves de Diptères. D'autre part il est logique que des espèces primitives subsistent de façon isolée chez des hôtes taxonomiquement éloignés et c'est ce qui expliquerait la localisation si particulière de ces espèces.

Enfin l'étude du genre Pilidiophora suggère une hypothèse. L'épimérite de ce genre, très petit, ne diffère en somme d'un épimérite classique d'Ancyrophora que par le fait que ses digitations ne sont pas épanouies et ne peuvent pas jouer le rôle de crochets. Du reste, Schneider (1875) a figuré, pour Ancyrophora stelliformis, un épimérite globuleux, à digitations rabattues vers le bas, et cette configuration n'est pas sans évoquer celle que

nous décrivons pour Pilidiophora. On peut donc se demander si le genre Pilidiophora ne représenterait pas un jalon d'une évolution conduisant au genre Ancyrophora. La connaissance des spores de Pilidiophora sera donc un caractère intéressant à préciser.

Nous proposons donc de schématiser l'évolution des Pileocephalinae de la manière suivante :



En ce qui concerne les Pseudomonocystidées coelomiques, une revue des différentes espèces, limitée à celles dont le cycle entier est connu, semble indiquer qu'elles constituent un groupe à origine polyphylétique : tandis que le genre Diplocystis montre, par son association précoce et la forme de ses spores, une parenté avec les Gregarinidae, les deux genres que nous avons définis, auraient respectivement une position systématique assez particulière.

Le genre Spinispora évoquerait les Acanthosporinae, bien qu'aucun genre de cette sous-famille n'ait d'épines réparties sur toute la surface de la spore. Il ne nous paraîtrait pas impossible que le genre Faucispora ait un rapport avec les Monocystidae.

C) Ecologie.

Dans l'étude descriptive des espèces, nous avons eu soin de préciser la nature des hôtes et leur provenance. On peut se demander dans quelle mesure la présence d'une Grégarine est liée à celle d'un hôte ou d'un groupe d'hôtes ou encore à un lieu donné.

L'étude des rapports entre une Grégarine et son milieu fait donc intervenir à la fois les notions de spécificité à l'égard des hôtes et de répartition géographique. Il convient ensuite de rechercher les facteurs intervenant dans les associations observées.

1°) Spécificité.

Elle est plus ou moins étroite selon les Grégarines considérées.
Deux cas peuvent être distingués :

a) Spécificité à l'égard d'une famille d'hôtes :

La même espèce de Grégarine se rencontre chez des hôtes appartenant à des genres différents d'une même famille. Il s'agit d'espèces à large répartition parasitaire. Le meilleur exemple en est Bothriopsides histrio, espèce répandue chez la plupart des Dytiscides.

b) Spécificité à l'égard d'un seul hôte ou de plusieurs voisins taxonomiquement.

La spécificité est quelquefois si stricte que la détermination de l'hôte pourrait être déduite de celle de ses parasites.

Les exemples abondent :

- Pileocephalus lanceatus se rencontre chez Drusus discolor, mais pas chez D. rectus qui héberge une autre espèce de Pileocephalus.
- Gemmicephalus mutabilis a été trouvé chez Athripsodes cinereus; il n'existe pas plus chez A. aterrimus que chez les autres Leptoceridae vivant dans les mêmes lieux.
- Discorhynchus truncatus est spécifique de Plectrocnemia conspersa.
- Globulocephalus hydropsyche n'a été identifié que chez des larves du genre Hydropsyche.
- Chez les larves de Rhyacophila, nous avons pu reconnaître l'existence d'au moins 3 espèces d'Asterophora très bien différenciées et dont la distribution à travers les espèces d'hôtes est remarquable :

A. mucronata et A. pachydera paraissent spécifiques respectivement de R. septentrionis et de R. evoluta, tandis que la troisième espèce, A. capitata, figure exclusivement chez R. praemorsa et R. oblitterata.

Lorsque l'on sait que R. evoluta appartient au groupe Hyperrhyacophila Döhler, ainsi que l'a montré Décamps (1965), on entrevoit la possibilité de discuter de la systématique des hôtes à la lumière de la nature des parasites. Dans cette idée, R. praemorsa et R. oblitterata ont entre elles plus d'affinités qu'avec R. septentrionis.

Il y a donc, dans les différents exemples considérés, une spécificité stricte montrant qu'il s'agit de parasites phylogéniques.

2 °) Répartition éthologique.

A l'opposé de ces exemples, il existe des cas où la répartition des espèces est sans rapport avec la phylogénie.

- Ainsi Asterophora heerii se rencontre chez certaines Phryganeidae, comme Agrypnia obsoleta, et chez Athripodes aterrimus qui appartient à la famille des Leptoceridae.

Or, les larves de ces espèces vivent dans les mêmes lieux et ont une biologie identique. On a donc ainsi un exemple de répartition éthologique.

C'est encore de la même façon, semble-t-il, que l'on peut expliquer la distribution de Gregarina limnophili et de G. fontinalis chez les Limnophilidae. La première espèce est répandue chez les larves limnophiles de différents genres de Limnophilidae et la seconde se cantonne chez les larves rhéophiles de cette famille. La ségrégation des espèces s'opère donc en fonction de deux types biologiques de larves. Une répartition assez comparable semble exister en ce qui concerne Pileocephalus glyphotaelii, caractéristique des espèces vivant dans des biotopes stagnants et P. sinensis, propre aux espèces des eaux agitées.

3 °) Répartition géographique.

D'une manière générale, la répartition des Grégarines est la même que celle de leurs hôtes. Les Grillons d'Amérique, d'Europe ou d'Afrique hébergent toujours les mêmes Grégarines : Gregarina oviceps et Leidyana gryllorum.

Mais il peut y avoir absence du parasite en bien des lieux. C'est ainsi qu'avant d'observer le Geniorhynchus aeschnae, nous avons dû prospecter un très grand nombre de larves d'Aeschna récoltées en des points très différents de l'Auvergne. Seul le lac Bourdouze s'est montré positif.

Dans le cas de parasitisme simultané possible par plusieurs Grégarines, les différentes espèces ne sont pas toujours présentes à la fois : ainsi les larves d'Agrypnia obsoleta du Bourdouze hébergent Bothriopsides agrypniae, alors que celles du Chambon et du Servièrre en sont dépourvues. On remarquera qu'il y a peut-être là une répartition éthologique car les larves du Bourdouze cohabitent avec des larves d'Agrypnia pagetana possédant le même parasite (tableau p. 65).

Lorsque les parasites simultanés d'un même hôte se retrouvent en des lieux différents ils n'y figurent pas toujours dans le même ordre de fréquence, c'est le cas pour les parasites de Trichostegia minor : tandis qu'à Randan, Asterophora tiaroides est dominant sur Ancyrophora puytoraci, c'est le contraire au Puy-de-Dôme.

Ces fluctuations locales sont très nettes dans le cas des espèces coelomiques. On peut dire que ces espèces sont endémiques car nous ne les avons rencontrées que rarement et dans des territoires étroitement limités :

- Faucispora phryganeae a été trouvé dans les mares du Chambon et au lac Bourdouze chez Phryganea striata, Agrypnia obsoleta et A. pagetana. Les larves de P. striata et d'A. obsoleta, récoltées au lac Servièrre, ne montraient pas ce parasite.
- Spinispora dytisci est encore plus localisé puisque nous ne l'avons vu qu'à l'Estivadou.

4°) Répartition à l'intérieur d'un hôte.

Si le biotope d'un parasite est constitué par son hôte, il est possible de considérer ce biotope comme un ensemble de micromilieus.

La plupart des Grégarines ont été observées dans le tube digestif, deux espèces seulement, Faucispora phryganeae et Spinispora dytisci, étant strictement localisées dans la cavité générale.

En ce qui concerne les Coléoptères, qui hébergent des parasites à la fois à l'état larvaire et à l'état imaginal, il convient de souligner que le tube digestif présente, dans ces deux états, de notables différences, qui, alliées aux modifications de la biologie, permettent d'expliquer la spécificité de certaines espèces à l'égard des imagos (Bothriopsides graphoderi - B. acilii).

D'une manière générale, c'est l'intestin moyen qui héberge les trophozoïtes, tandis que les kystes peuvent être trouvés à la fois dans l'intestin moyen et l'intestin postérieur. Dans le cas des larves de Dytiscus, il n'est pas rare de voir s'accumuler les kystes dans le caecum rectal qui est très développé et qui remonte dans la partie antérieure de l'animal. Nous y avons trouvé jusqu'à une trentaine de kystes de Bothriopsides histrio.

Dans deux cas de parasitisme simultané, nous avons pu observer une localisation précise des espèces dans le tube digestif :

- Chez les Gryllides, les deux parasites, Gregarina oviceps et Leidyana gryllorum, occupent des portions différentes de l'intestin : caecums gastriques pour G. oviceps et intestin moyen pour L. gryllorum.
- Chez le Limnophilide Potamophylax nigricornis, l'un des parasites, Pomania hovassei, est étroitement cantonné à une zone correspondant au début de la moitié postérieure de l'intestin moyen et les trophozoïtes fixés forment à ce niveau un bourrelet annulaire, bien visible par transparence.

Il faut donc admettre que le développement de cette Grégarine est lié à des conditions biologiques extrêmement strictes et il serait intéressant de reprendre, dans ce cas, les mesures de pH effectuées par Göhre (1943) chez la larve de Tenebrio molitor.

5°) Rapport entre le type de fixation et la biologie des hôtes.

- a) Les Gregarinidae, caractérisés par un type de fixation sommaire, ont été trouvés chez les Orthoptères, les Lépidoptères et certains Trichoptères : Limnophilidae, Sericostomatidae, Psychomyidae. Il s'agit, dans tous les cas, d'Insectes à régime végétarien. Il peut arriver de façon accidentelle que l'on rencontre une association de Gregarina chez des larves carnivores de Trichoptères, comme, par exemple, chez Rhyacophila. Cela prouve que les spores peuvent s'y développer, si elles sont ingérées, mais on peut supposer que les trophozoïtes n'y séjournent pas car leur type de fixation est insuffisant pour résister aux conditions offertes par le régime carnivore. D'autre part, il faut noter que le genre Gregarina figure seul, à l'exclusion de tout autre parasite, chez les larves qui mènent une vie fouisseuse dans le sable : larves de Sericostomatidae, de Psychomyidae, de Limnophilus centralis.
- b) Le genre Pileocephalus, qui présente un type de fixation épiméritique analogue à celui du genre Gregarina, coexiste généralement, avec ce genre, chez les Limnophilidae. Dans un seul cas, chez Drusus discolor, le genre Gregarina fait défaut et l'espèce de Pileocephalus est une espèce spécifique à épimérite très allongé. Il y a peut-être ici un premier degré d'adaptation à un régime spécial excluant le genre Gregarina.
- c) Le genre Globulocephalus se rencontre chez les larves d'Hydropsyche dont le régime est mixte. On retiendra qu'il a un développement intracellulaire.
- d) Les genres Discorhynchus et Asterophora, caractérisés par une différenciation de même ordre, en bourrelet ou couronne, permettant une fixation plus solide, sont présents chez des Trichoptères à régime généralement carnivore : Rhyacophilidae, Polycentropidae, Hydropsychidae, Lep-toceridae, Phryganeidae et Brachycentridae.

Exceptionnellement, parmi les Leptoceridae, Athripsodes cinereus héberge un genre différent, le genre Gemmicephalus, à épimérite rudimentaire. La conservation de cette Grégarine primitive chez ce Trichoptère s'explique peut-être par un régime particulier. Nous avons récolté, en effet, cette larve sur le fond sableux du lac Bourdouze, à l'écart des autres

espèces, et son fourreau, fait d'une mosaïque de particules végétales décomposées, trahit l'originalité de sa biologie : il s'agit d'une larve microphage.

e) Enfin, les genres Bothriopsides, Geniorhynchus, Hoplorhynchus et Ancyrophora, présents chez des hôtes nettement carnivores, réalisent, par des moyens variés, une fixation très efficace :

- cette fixation est assurée par des filaments pénétrant dans la cellule-hôte, puis par une ventouse accolée à plusieurs cellules de l'intestin, chez Bothriopsides (Dytiscides - Agrypnia).
- il s'agit d'une tête garnie d'épines chez Geniorhynchus (Aeschna) ou de crochets chez Hoplorhynchus (Lestes) et Ancyrophora (Phryganeidae).

On notera que la présence d'épines se rencontre aussi chez la spore, comme le montre le genre Ancyrophora.

Le régime des hôtes paraît donc intervenir de façon très importante dans la ségrégation des parasites et l'identité du régime permet d'expliquer comment un même genre peut se retrouver chez des hôtes taxonomiquement éloignés, c'est le cas pour les genres :

- Leidyana chez Orthoptères - Lépidoptères - Trichoptères Limnophilides.
- Bothriopsides chez Dytiscides et Trichoptères Phryganéides.
- Ancyrophora chez Coléoptères Adephaga et Trichoptères Phryganéides.

Mais il y a lieu de remarquer que, dans tous les cas que nous avons observés, il s'agit d'espèces différentes selon les groupes d'hôtes considérés. Il faut en déduire que la séparation des genres due au régime est ancienne et qu'il y a eu différenciation d'espèces chez des hôtes éloignés.

Bien qu'il soit difficile de préciser la nature du rapport entre type de fixation et régime des hôtes, nous pouvons souligner néanmoins que le régime se traduit par des variations de la texture du contenu intestinal : ce contenu est fluide chez les Insectes carnivores et les parasites sont relativement libres dans le tube digestif; il est au contraire compact (grains de sable - débris ligneux) chez les Insectes végétariens et les parasites se trouvent quelquefois plaqués contre la paroi du tube digestif et dans l'impossibilité de se mouvoir.

Si le genre Gregarina présente une large extension chez les Insectes végétariens : Orthoptères, Coléoptères Polyphaga et Trichoptères végétariens (Limnophilides, Sericostomatides, Psychomyides), à l'appui de la thèse développée, nous n'oublions pas cependant que plusieurs espèces de ce genre sont hébergées par des Coléoptères Carabiques. Mais il importe ici d'ajouter que ces espèces n'ont été signalées que chez des imagos.

Or l'intestin des Coléoptères Adephaga représente un biotope très différent selon que l'on s'adresse aux larves ou aux imagos. Dans le premier cas, il s'agit d'un tube lisse soumis à des déformations intenses, en rapport avec celles d'une larve campodéiforme; dans le second, le tube digestif, immobilisé par la carapace rigide des téguments de l'Insecte, devient un lieu de séjour beaucoup plus favorable, d'autant qu'il se hérisse. dans sa partie moyenne. de cryptes très nombreuses, qui constituent des abris remarquables pour les parasites.

Ainsi le régime ne joue pas un rôle exclusif dans la ségrégation des parasites.

Si l'on ne s'en tient qu'à des critères physiques, faciles à déceler, deux autres facteurs paraissent intervenir : la plasticité de l'intestin, responsable de l'élimination des espèces sommairement fixées, et son anatomie. susceptible de modifier, par ses variations entre les stades larvaire et imaginal, les conditions de vie des parasites.

Les déformations de l'intestin. intenses non seulement chez les larves des Coléoptères Adephaga, mais aussi chez un certain nombre de larves de Trichoptères. qui ne sont pas obligatoirement carnassières, permettent encore de rendre compte de la sélection que l'on y observe, indépendamment du régime.

C'est ainsi que les larves de Trichostegia minor, pourtant végétariennes, mais aussi carnivores à l'occasion, hébergent les mêmes genres de Grégarines (Ancyrophora, Asterophora) que les autres larves de Phryganeidae. Or, les larves de cette famille sont douées d'une extrême vivacité : si elles se sentent attaquées à l'extrémité postérieure de leur fourreau. elles sont capables de se retourner sur elles-mêmes. à l'intérieur de leur tube, pour faire face à l'agresseur. Elles s'opposent totalement aux larves de Limnophilidae ou de Sericostomatidae qui sont étroitement solidaires de leur étui. On conçoit que de tels changements de forme des larves soient très défavorables à des parasites dont l'appareil de fixation est sommaire.

Les larves de Leptoceridae, de Brachycentridae, de Rhyacophilidae ou d'Hydropsychidae sont aussi capables de détentes brusques et l'on comprend les affinités qui existent entre leurs parasites et ceux des larves de Phryganeidae puisque le genre Asterophora est représenté dans ces 5 familles.

Dans le cas particulier d'Athripsodes cinereus, il faut noter que son parasite, Gemmicephalus mutabilis, possède un épimérite résistant, en dépit d'une forme simple, et qu'il est doué d'une grande plasticité s'accommodant à celle de l'hôte.

Il est très curieux de constater que les Grégarines les plus changeantes et animées des mouvements les plus rapides sont hébergées par les hôtes

dont l'abdomen est soumis à des déformations brutales et continues : c'est ainsi que les déformations du Bothriopsides histrio sont à l'image de celles des larves de Dytiscides.

A l'opposé de cet exemple, les Grégarines du genre Gregarina parasitant les larves de Trichoptères, dont l'abdomen est raidi par un fourreau adhérent, sont à peu près inertes. Il serait facile de multiplier les exemples de cette nature, très caractéristiques d'une adaptation au milieu.

En définitive, il apparaît que des conditions difficiles de fixation des Grégarines dans le milieu intestinal, liées au régime carnassier des hôtes ou, en ce qui concerne les larves, à leur agilité, entraînent une sélection des espèces possédant un type de fixation énergique, tandis que des biotopes plus abrités, en rapport avec l'anatomie de l'intestin de l'hôte et très souvent avec le régime végétarien, permettent le développement d'espèces possédant un type de fixation plus sommaire.

IV - CONCLUSIONS.

1. En résumé, dans ce travail et dans les notes préliminaires, nous avons pu décrire presque tous les stades des cycles biologiques de 19 espèces nouvelles sur un total de 38 espèces étudiées, de façon la plus précise possible, particulièrement en ce qui concerne les caractères de l'épimérite et de la spore, et la nature de l'hôte.

Pour les Actinocephalidae des Trichoptères, le bilan est encore plus substantiel, puisque, sur 20 espèces observées, 14 sont nouvelles.

Les espèces antérieurement connues se répartissaient en 4 genres : Pileocephalus, Asterophora, Discorhynchus et Ancyrophora. En révisant la diagnose de ces genres, des considérations, essentiellement basées sur la morphologie de l'appareil fixateur et de la spore, nous ont amené à créer 4 genres nouveaux :

Gemmicephalus, Globulocephalus, Pilidiophora et Pomania.

De plus, nous avons étendu aux Trichoptères, le genre Bothriopsides, déjà connu chez les Dytiscides. Cet inventaire montre tout l'intérêt présenté par l'étude systématique d'un groupe aussi peu étudié que celui des Trichoptères, étude à laquelle nous nous sommes particulièrement attaché.

Quant aux formes coelomiques qui ont pu être observées, les caractères de leurs spores, ainsi que leur endémisme, nous apportent la preuve qu'elles représentent des espèces particulières, d'une part, indépendantes des espèces polycystidées intestinales, et, d'autre part, différentes des Diplocystis, seules Pseudomonocystidées coelomiques indiscutées et qui se rattacheraient aux Gregarinidae. Le genre Spinispora évoquerait les Acan-

thosporinae et le genre Faucispora les véritables Monocystidae.

2. L'étude monographique des différentes espèces nous a amené à réviser certaines données générales.

Les notions de céphalin et de sporadin sont parfois plus complexes que celles de trophozoïte fixé et de trophozoïte libre, puisqu'il arrive que le sporadin, reconnaissable à son état dicystidé, soit lui-même fixé (Bothriopsides histrio, Legeria agilis, Gregarina oviceps). Il est alors possible d'opposer les deux stades du trophozoïte par deux types de fixation épiméritique et protoméritique.

Mais, chez Bothriopsides acilii, les types de fixation se superposent et la séparation proposée n'est plus utilisable.

Enfin, chez Pomania et les Pyxiniinae en général, les types de fixation qui se succèdent sont, tous les deux, de nature épiméritique et les trophozoïtes fixés secondairement, en tant que tricystidés ou homologues de tricystidés (Coleorhynchus), ne peuvent plus être distingués nominalement des jeunes céphalins.

La syzygie, habituellement considérée comme frontale chez les Actinocephalidae, ne se présente pas en réalité le plus fréquemment sous cette forme, sous laquelle nous ne l'avons observée que chez Bothriopsides histrio et Asterophora cordiformis. Dans la plupart des cas (Legeria agilis, Pileocephalus glyphotaelii, Hoplorhynchus oligacanthus, Ancyrophora puytoraci, Steinina ovalis) elle est de type latéral.

Alors que, le plus souvent, les kystes peuvent se constituer à n'importe quel stade larvaire de l'hôte, dans quelques cas, la métamorphose de l'Insecte semble déclencher la sexualité (Asterophora cupressiformis, peut-être Pomania, et, avec certitude, les espèces coelomiques étudiées).

Les sporoductes des Gregarinidae sont de deux types :

- Dans le premier, ils sont courts, ne traversent que la couche striée de la gangue et ne livrent passage, dès leur base, qu'à une seule file de spores, celles-ci s'accumulant dans la strate muqueuse du kyste (Gamocystis tenax, Gregarina ovata, Leidyana gryllorum).
- Dans le deuxième type, les sporoductes sont longs, traversent toute l'épaisseur de la gangue et ce n'est qu'à l'extrémité distale que les spores se mettent en chapelet (Gregarina oviceps, G. limnophili, G. sericostomae).

A côté de l'intérêt systématique que présentent les épimériles par leur diversité, une brève étude de leur ultrastructure montre que leurs modalités de fonctionnement sont loin d'être uniformes.

3. La connaissance d'un assez grand nombre de genres d'Actinocephalidae nous a conduit à tracer une systématique nouvelle de cette famille, en rétablissant, à côté des sous-familles des Acanthosporinae, des Menosporinae et des Actinocephalinae, celle des Pileocephalinae et en créant celle des Pyxiniinae.

Les Pileocephalinae, avec épimérite globuleux et spores biconiques lisses, localisés chez les Trichoptères, forment un groupe homogène dont la base phylétique semble être le genre Gemmicephalus d'où proviennent les genres Globulocephalus, par développement intracellulaire du jeune céphalin, Pileocephalus, par accroissement de l'épimérite en un chapeau conique, Pilidiophora, qui pourrait faire la transition avec les Acanthosporinae; Asterophora et Discorhynchus dériveraient de Pileocephalus par formation d'un diamérite et d'une couronne basale.

Les Pyxiniinae, caractérisés par un épimérite primaire en pointe à évolution secondaire complexe et hébergés par des Coléoptères, Hétéroptères et Trichoptères, comprennent les genres Pyxinia (Dermestides), Steinina (Ténébrionides), Coleorhynchus (Hétéroptères) et Pomania (Trichoptères).

Les Acanthosporinae et les Actinocephalidae sont hétérogènes.

4. Enfin une étude écologique nous amène à conclure, qu'à l'exception de rares espèces présentes chez des genres différents d'une même famille (Bothriopsides histrio), la plupart des Grégarines sont spécifiques d'un seul hôte ou de plusieurs, voisins taxonomiquement, au point que la détermination des parasites pourrait révéler les véritables affinités des hôtes, masquées par une convergence des caractères apparents.

Cependant, dans quelques cas (Asterophora heerii), la répartition des espèces est sans rapport avec la phylogénie. Lorsqu'il y a parasitisme simultané, la dominance des espèces peut varier selon les biotopes dans lesquels vivent les hôtes. Ainsi, chez Trichostegia minor, le parasite le plus fréquent est tantôt Asterophora tiaroides, tantôt Ancyrophora puytoraci. Une localisation précise des espèces le long du tube digestif est nettement évidente chez les Gryllides, pour Gregarina oviceps et Leidyana gryllorum, occupant respectivement les caecums gastriques et l'intestin moyen, et chez Potamophylax nigricornis où Pomania hovassei est cantonnée à une portion étroitement déterminée de l'intestin moyen.

En général, la répartition géographique des Grégarines est la même que celle des hôtes mais les espèces coelomiques sont très endémiques.

Parmi les facteurs qui commandent la ségrégation des parasites. certaines conditions physiques paraissent jouer un rôle très important : la plasticité de l'intestin, liée souvent au régime carnassier, intervient dans l'élimination des espèces possédant un type de fixation sommaire; au contraire, les espèces pourvues d'un type de fixation énergétique peuvent seules s'y maintenir; enfin, certaines conformations anatomiques de l'intestin peuvent abriter, indépendamment du régime, les espèces peu différenciées.

APPENDICE : Liste des modifications taxonomiques apportées dans ce travail et dans les notes préliminaires.

A) Noms nouveaux.

1 °) sous-famille : Pyxiniinae nov. subf.

2 °) genres : Globulocephalus Baudoin 1965.
Gemmicephalus n. g.
Pilidiophora n. g.
Pomania n. g.
Faucispora n. g.
Spinispora n. g.

3 °) espèces : Gregarina sericostomae A. M. Baudoin 1966
G. pusilla n. sp.
Leidyana limnophili Baudoin 1966.
Pileocephalus lanceatus n. sp.
P. scyphoides n. sp.
Asterophora caliciformis n. sp.
A. cordiformis n. sp.
A. capitata n. sp.
A. pachydera n. sp.
A. cupressiformis n. sp.
A. tiaroides n. sp.
Globulocephalus hydropsyches Baudoin 1965.
Gemmicephalus mutabilis n. sp.
Pilidiophora fragilis n. sp.
Ancyrophora puytoraci n. sp.
Bothriopsides graphoderi Baudoin 1961.
B. acilii Baudoin 1961.
B. agrypniae n. sp.
Pomania hovassei n. sp.
Spinispora dytisci n. sp.

B) Transferts d'espèces d'un genre à un autre :

Pileocephalus heerii - Asterophora heerii.

P. hydropsyches = A. hydropsyches.

Actinocephalus octacanthus = Ancyrophora octacantha.

Diplocystis phryganeae = Faucispora phryganeae.

C) Synonymies.

Gregarina anaboliae Zwetkow 1929 = G. limnophili Zwetkow 1929.

Hirmocystis trichopteri Zwetkow 1929 = G. limnophili Zwetkow 1929.

Gregarina stigmae Stein 1960 = G. limnophili Zwetkow 1929.

G. galliveri Watson 1915 = G. oviceps Diesing 1859.

G. davini Léger et D. 1899 = G. oviceps Diesing 1859.

Cardiocephalus sororculae Zwetkow 1929 = Pileocephalus sinensis Schneider 1875.

Pileocephalus hovassei Baudoin 1965 = P. glyphotaelii Stein 1960.

Asterophora elegans Léger 1892 = A. heerii (Kölliker 1848).

Actinocephalus sieboldii (Kölliker 1848) = Hoplorhynchus oligacanthus (Siebold 1839).

D) Nomen nudum.

Gregarina mystacidarum Frantzius.

ADDENDA.

- 1) Le nom d'espèce heerii, ainsi orthographié par son auteur (Köl liker 1848), doit être écrit heeri.
- 2) Au moment de l'impression du présent mémoire, nous prenons connaissance de la publication d'Armin Geus : Gregarinen aus dem Ohrid see. Archiv. f. Protistenk. 1967, 110, p. 231-258. L'espèce Gregarina tubuliformis n. sp., trouvée par cet auteur chez des larves de Sericostoma timidum, s'identifie, par sa description et par son hôte, à G. sericostomae A.M. Baudoin 1966. C'est donc ce dernier nom, antérieurement donné, qui doit être retenu.

BIBLIOGRAPHIE.

- ASHWORTH J.H. et RETTIE T. (1913). - On a Grégarine - Steiniņa rotunda, nov. sp. - present in the mid-gut of bird-fleas of the genus Ceratophyllus. Proc. roy. Soc. London, 86. p. 31-38.
- BAUDOIN A.M. (1966). - Contribution à l'étude des Grégarines des Trichoptères Limnophilidae et Sericostomidae. Protistologica, II (2), p. 97-108.
- BAUDOIN J. (1961). - Contribution à l'étude des Grégarines des Dytiscides. Bull. biol. Fr. et Belg., 95, p. 389-404.
- BAUDOIN J. (1965). - Sur quelques Grégarines Actinocephalidae des Trichoptères. Arch. de zool. exp. et gén., 105, p. 245-258.
- BAUDOIN J. (1966). - A propos d'une Grégarine nouvelle : Leidyana limnophili n. sp. Protistologica, II (4), p. 39-44.
- BERG-VON-EMME H. (1913). - Beitrag zur Kenntnis der in den Larven von Phryganea grandis parasitierenden Diplocystis phryganeae n. sp. Arch. f. Protistenk., 28, p. 43-51.
- BIATIA B.L. et SETNA S. (1924). - On some new cephalins Gregarines. Parasitology. 16. p. 279-288.
- BLUNCK H. (1923). - Krankheiten, Feinde und Schmarotzer des Gelbrands. Zool. Anz., 57. p. 290-325.
- CORBEL J.C. (1964 a). - Description complémentaire de Gregarina davini Léger et Duboscq 1899, parasite de Gryllomorpha dalmanina Ocsk. Ann. Parasitol., 39, p. 529-534.
- CORBEL J.C. (1964 b). - Quelques Eugrégarines parasites d'Orthoptères de Bulgarie. Ibid., p. 685-694.
- CORDUA C.A. (1953). - Untersuchungen über die Gregarinen-infektion der Dungkäfer. Arch. f. Protistenk. 98, p. 469-506.

- CRAWLEY H. (1903). - List of the Polycystid Gregarines of the United States. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia, 55, p. 41-58.
- CRAWLEY H. (1907). - The Polycystid Gregarines of the United States. Ibid., 59, p. 220-228.
- CUÉNOT L. (1901). - Recherches sur l'évolution et la conjugaison des Grégarines. Arch. de Biol., 17, p. 581-652.
- DÉCAMPS H. (1965). - Larves pyrénéennes du genre *Rhyacophila*. Ann. de Limnol., 1, p. 51-72.
- DESPORTES I. (1963 a). - Quelques Grégarines parasites d'Insectes aquatiques. Ann. Parasitol., 38, p. 341-377.
- DESPORTES I. (1963 b). - Cycle évolutif d'une nouvelle Grégarine parasite de Termites *Diplocystis zootermopsidis* sp. n. C. R. Acad. Sc., 257, p. 4013-4015.
- DIESING K.M. (1859). - Revision der Rhyngodeen. Sitzungsb. d. k. Akad. d. W. math.-Naturw. Cl., 37, p. 719-782.
- DOGIEL V. (1909). - Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen. Über die Sporocysten der Cölo-monocystidae. Arch. f. Protistenk., 16, p. 194-208.
- DÖHLER W. (1951). - Zur Kenntnis der Gattung *Rhyacophila* im mitteleuropäischen Raum. Arch. f. Hydrobiol., 44, p. 271-293.
- DUFOUR L. (1828). - Note sur la Grégarine, nouveau genre de ver qui vit en troupeau dans les intestins de divers Insectes. Ann. Sc. nat., 13, p. 366-368.
- ELLIS M.M. (1913). - A descriptive list of the cephaline Gregarines of the New World. Trans. Americ. micr. Soc., 32, p. 259-296.
- FEDOROVA T. (1924). - Der Entwicklungscyclus von *Diplocystis phryganeae* im Zusammenhang mit der Metamorphose des Wirtes. Arch. russes Protistol., 3, p. 183-199.
- FILIPPONI A. (1949). - Studi sugli *Stylocephalidae* (Sporozoa). I. Due nuovi Stilocefalidi parassiti di *Blaps gigas* L. Riv. di Parassitol., 10, p. 205-229.

- FOERSTER H. (1938). - Gregarinen in schlesischen Insekten. Zeitsch. f. Parasitenk., 10, p. 157-209.
- FRANTZIUS A. von (1848). - Einige nachträgliche Bemerkungen über Gregarinen. Arch. f. Naturgesch. 14, p. 188-196.
- FRENZEL J. (1892). - Über einige argentinische Gregarinen. Jena. Zeitsch. f. Naturwissensch., 27, p. 235-336.
- GEUS A. (1966). - Leidyana stejskali n. sp., eine neue Gregarine aus Larven von Achroea grisella Fbr. Zool. Anz., 177 (5-6), p. 441-446.
- GÖHRE E. (1943). - Untersuchungen über den plasmatischen Feinbau der Gregarinen mit besonderer Berücksichtigung der Sexualitätsverhältnisse. Arch. f. Protist., 96, p. 297-324.
- GRASSÉ P.P. (1953). - Classe des Grégarinomorphes. Traité de Zool., I (II), p. 550-690.
- HAMMERSCHMIDT K.E. (1838). - Helminthologische Beiträge. Isis, 5, p. 351-358.
- HENRY D.P. (1933). - Hirmocystis termitis (Leidy) and Kofoïdina ovata gen. nov., sp. nov., from Termites. Arch. f. Protistenk., 80, p. 101-115.
- HESSE E. (1926). - Deux nouvelles Grégarines segmentées. C. R. Assoc. fr. Avanc. Sci., 49, p. 407-409.
- HOSIDE H. (1953). - Studies on Gregarines in Japanese Insects VII. Zool. Mag. Tokyo, 62 (5) p. 170-174.
- HOSIDE H. (1958). - Studies on the cephaline Gregarines of Japan (II). 2. Description of the members belonging to the Family Gregarinidae. Bull. of the Fac. of Educat., 7, p. 45-109.
- KEILIN D. (1918). - On the occurrence of a cephaline Gregarine, Leidyana tinei n. sp. in Lepidopterous larvae. Parasitology, 10, p. 406-410.

- KÖLLIKER A. (1848). - Beiträge zur Kenntnis niederer Thiere. Zeitsch. f. wissenschaftl. Zool. 1, p. 1-37.
- KUNSTLER M.J. (1887). - Diplocystis schneideri nov. gen., nov. sp. Tablettes zool., 2, p. 25-48.
- LABBÉ A. (1899). - Sporozoa. Das Tierreich., 5 180 p.
- LÉGER L. (1892). - Recherches sur les Grégarines. Tablettes zool., 3.
- LÉGER L. (1897). - Nouvelles recherches sur les Polycystidées parasites des Arthropodes terrestres. Ann. Fac. Sc. Marseille, 6, p. 3-54.
- LÉGER L. (1906). - Etude sur Taeniocystis mira Léger. Grégarine métamérique. Arch. f. Protistenk., 7, p. 307-329.
- LÉGER L. et DUBOSCQ O. (1899). - Notes biologiques sur les Grillons. Arch. Zool. exp. gén., 3e. série, 7, N. et R., p. 35-40.
- LÉGER L. et DUBOSCQ O. (1904). - Nouvelles recherches sur les Grégarines et l'épithélium intestinal des Trachéates. Arch. f. Protistenk., 4, p. 335-383.
- LÉGER L. et DUBOSCQ O. (1909). - Protistes parasites de l'intestin d'une larve de Ptychoptera et leur action sur l'hôte. Bull. Acad. roy. de Belg. Cl. des Sc. p. 885-902.
- NOWLIN N. (1922). - Correlation of the life cycle of a parasite with the metamorphosis of its host. J. of Parasitol., 8, p. 153-160.
- OBATA K. (1953). - Reports on some Gregarines from Japanese Insects. J. Sc. Hiroshima Univ., 14 p. 1-34.
- ORMIÈRES R. (1966). - Eugrégarines nouvelles ou peu connues parasites de Coléoptères. Vie et milieu, 17, p. 765-774.
- ORMIÈRES R., MANIER J.F. et MATHIEZ F. (1965). - Proposition de Neoschneideria n. g. pour les Grégarines métamérisées, parasites des larves de Dixa. Ann. Parasitol., 40, p. 249-254.

- POISSON R. (1939). - A propos de Coleorhynchus heros (Schneider). Grégarine parasite de la Nèpe cendrée. Bull. biol. Fr. et Belg., 73, p. 275-292.
- SCHNEIDER A. (1873). - Sur quelques points de l'histoire du genre Gregarina. Arch. Zool. exp. gén., 2. p. 515-533.
- SCHNEIDER A. (1875). - Contribution à l'histoire des Grégarines des Invertébrés de Paris et de Roscoff. Ibid., 4, p. 493-604.
- SCHNEIDER A. (1882). - Seconde contribution à l'étude des Grégarines. Ibid., 10, p. 423-450.
- SCHNEIDER A. (1885 a). - Etudes sur le développement des Grégarines. Tabl. zool., 1. p. 10-24.
- SCHNEIDER A. (1885 b). - Grégarines nouvelles ou peu connues. Ibid. p. 25-30.
- SCHNEIDER A. (1886). - Grégarines nouvelles ou peu connues. Ibid. p. 90-103.
- SCHNEIDER A. (1892). - Sur le genre Pileocephalus. Ibid., 2, p. 199-207.
- SCHNITZLER H. (1905). - Über die Fortpflanzung von Clepsidrina ovata. Arch. f. Protistenk., 6, p. 309-333.
- SEMANS F.M. (1939). - Protozoan parasites of the Orthoptera with special reference to those of Ohio. Ohio J. of Sc., 39, p. 157-181.
- SIEBOLD C.T. von (1839). - Ueber die zur Gattung Gregarina gehörigen Helminthen. Neueste Schriften d. Naturf. Gesell. Danzig. 3, p. 56-71.
- STEIN F. (1848). - Ueber die Natur der Gregarinen. Arch. f. Anat. Physio. und wissensch. Med., p. 182-223.
- STEIN G.A. (1960). - Grégarines des Arthropodes aquatiques dans les lacs de Karélie (en russe). Journ. Zool., 39, p. 1135-1144.

- STRAND E. (1926). - Arch. f. Naturgesch., 92 (A, 8), p. 31.
- THÉODORIDÈS J. (1955 a). - Contribution à l'étude des parasites et phorétiques de Coléoptères terrestres. Vie et Milieu, suppl. n° 4.
- THÉODORIDÈS J. (1955 b). - Campanacephalus villiersi n. gen. n. sp. parasite de Macropoda variolaris. Bull. de l'I.F.A.N. 17 (A, 3), p. 813-817.
- THÉODORIDÈS J. (1960). - Quelques Eugrégarines parasites d'Arthropodes terrestres des Alpes-Maritimes. Ann. Parasitol., 35, p. 5-14.
- THÉODORIDÈS J., DESPORTES I. et JOLIVET P. (1964). - Grégarines parasites de Coléoptères d'Ethiopie. Ann. Parasitol., 39, p. 1-31.
- THÉODORIDÈS J. et ECHARD G. (1962). - Stenophora gryllodes-sigillatae Narain 1961 est une Leidyana. Ann. Parasitol., 37, p. 391-392.
- THÉODORIDÈS J. et JOLIVET P. (1959). - Eugrégarines parasites de Coléoptères. Exploration du Parc National Albert, 2e. série (8).
- THÉODORIDÈS J. et ORMIÈRES R. (1958). - Quelques Eugrégarines parasites d'Arthropodes de la région de Banyuls. Vie et Milieu, 9, p. 310-324.
- THÉODORIDÈS J., ORMIÈRES R. et JOLIVET P. (1958). - Eugrégarines parasites d'Orthoptéroïdes. Explor. Parc Nat. Albert, 2e. série (7).
- TUZET O. et ORMIÈRES R. (1956). - Sur quelques Grégarines de la région de Sète. Ann. Parasitol., 31, p. 317-330.
- TUZET O. et ORMIÈRES R. (1963). - Gregarina quenui n. sp., Grégarine parasite de Halictus scabiosae Rossi. Ann. Sc. Nat. Zool., 12e. série (5) p. 807-813.
- TUZET O., ORMIÈRES R., BERGOIN M. (1965). - Cycle de Gregarina blaberae Frenzel, parasite de Blabera fusca Brünner. Arch. Zool. exp. gén., 105, p. 299-303.

- TUZET O. et THÉODORIDÈS J. (1951). - Actinocephalus licini, n. sp. et Cometoides licini n. sp., Grégarines parasites de l'intestin de Licinus punctatulus. Arch. Zool. exp. gén., 88. N et R, 3, p. 106-115.
- WATSON M.E. (1915). - Some new Gregarine parasites from Arthropoda. Journ. of Parasit., 2, p. 27-36.
- WATSON M.E. (1916). - Studies on Gregarines. Illinois biol. monog., 2 (3), p. 1-258.
- WELLMER L. (1911). - Sporozoen ostpreussischer Arthropoden. Schrif. phys. ökonom. Gesell. Königsberg. 52, p. 103-164.
- ZWETKOW W.N. (1929). - Zur Gregarinen-Fauna der Insekten von Peterhof und dessen Umgebungen. Trav. Inst. Sc. Nat. Peterhof., 6, p. 191-198.

